ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

3

МАРТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

УДК 576.2; 581.4

© Н. Н. Цвелёв

О КОНЦЕПЦИИ ФИТОНИЗМА И ЕЕ ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

N. N. TZVELEV. ON THE CONCEPT OF PHYTONISM AND ITS IMPORTANCE FOR PLANT MORPHOLOGY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 10.09.2004

Рассмотрена концепция фитонизма (фитона, или фитомера, как основной структурной единицы побегов высших растений), имеющая большое значение для решения многих сложных вопросов филогенетической морфологии высших растений. Показано, что эта концепция свидетельствует против широко распространенной гипотезы соматической эволюции высших растений от деревьев и кустарников к травам, объясняет строение зародышей и особенности листорасположения, подтверждает профилловую природу прилистников и некоторых других структур.

Ключевые слова: концепция фитонизма, фитон, фитомер, филогенетическая морфология.

Концепция фитона (приоритетное название) или фитомера, известная также под названием фитонизма, на наш взгляд (Цвелёв, 1993, 1997, 2000), является интереснейшей, но еще недостаточно оцененной концепцией эволюционной морфологии. Неслучайно ее полностью или в значительной степени принимали многие известные ботаники (Gaudichaud, 1841; Gray, 1879; Delpino, 1883; Velenovsky, 1907; Chauveaud, 1914; и др.). Уже во взглядах И. В. Гёте (Goethe, 1790) имеются явные элементы фитонизма, так как для него лист с ниже расположенным междоузлием являлся основным структурным элементом побегов сосудистых растений, включая такие специализированные побеги, как цветки. Эта точка зрения подтверждалась и онтогенезом побегов, на верхушке (апексе) которых сначала закладываются зачатки листьев со своими узлами, а затем развиваются междоузлия.

Повторяющиеся структурные элементы побегов — листья с расположенными ниже междоузлиями получили название фитонов (Gaudichaud, 1841), фитомеров (Gray, 1879), или филлориз (Chauveaud, 1914), причем под этими названиями их авторы имели в виду первичные особи наземных растений, которые стали полимеризоваться и образовывать состоящие из них сложные особи, которыми и являются побеги высших растений. В этом отношении побеги очень сходны с колониальными особями некоторых водных животных особенно мшанок, истинные особи которых — «зооиды» — совершенно потеряли свою самостоятельность. Неслучайно Н. Г. Рытова (1984) предложила для фитонов новое, аналогичное «зооидам», название «фитоиды».

Уже автор термина «фитон» (Gaudichaud, 1841) видел основную идею фитонизма именно в том, что побег высших растений представляет по происхождению колонию или совокупность первичных единиц низшего порядка — фитонов, где каждый фитон дает начало целой колонии расположенных друг над другом фитонов. К признанию колониальной природы особей высших растений склонялся и известный ботаник XIX в. — А. Браун (Braun, 1853), который писал: «Уже одно внутреннее чувство подсказывает нам при взгляде на дерево с его многочисленными ветвями, что это не единое существо и жизненная единица, сравнимая с индивидом животных и человека, а, скорее, мир соединенных друг с другом индивидов, которые вырастают друг из друга в цепи поколений». Эта фраза относится главным образом к побегам, однако признание побегов за важнейшие структурные элементы тела высших растений, действительно, в какой-то степени, гомологичных особям животных, вовсе не исключает того, что сами побеги могут быть по происхождению колониями еще более древних первичных особей наземных растений, границы между которыми еще более стерлись в ходе эволюции. Б. М. Козо-Полянский (1937 : 191) совершенно правильно писал, что «только очень наивный в методологическом отношении человек может ожидать, чтобы подчиненные индивиды, входящие в индивид высшего порядка, сохраняли все свои первоначальные свойства в неизменности, чтобы они были похожи на своих обособленно существовавших предков». При этом естественно, что «индивид высшего порядка вовсе не является простой суммой подчиненных индивидов» (Козо-Полянский, 1937 : 192). Сказанное подтверждается на примере эвкариотных протистов, возникших путем симбиогенеза из прокариотных организмов.

Эволюция фитонов от высших споровых к покрытосеменным растениям уже рассматривалась нами ранее (Цвелёв, 1993 : 53). Отметим здесь, что мы, как и А. П. Хохряков (1981), считаем, что разветвленный побег более примитивных из высших споровых — плауновых (*Lycopodiophyta*) — гомологичен более или менее рассеченным вайям папоротников (*Polypodiophyta*), у которых функция фотосинтеза перешла к уплощенным и расположенным в одной плоскости системам синтеломов, формирующим вайю, а филлоиды плауновых видоизменились в чешуи, а затем и в волоски. Стоит отметить, что у часто культивируемого в домах папоротника *Nephrolepis exaltata* имеются как типичные вайи, так и плаунообразные надземные корневища, густо покрытые бесцветными чешуями, похожими на филлоиды.

Гомологичные фитонам первичные особи наземных растений существенно отличались от листьев с их стеблеобразующими основаниями тем, что они имели как фотосинтезирующую часть, так и репродуктивные органы. В этом отношении они были более сходны с вайями папоротников, особенно однолетних. В ходе эволюции имела место функциональная дифференциация фитонов, начальные этапы которой можно проследить у древнейшей группы ужовниковых — *Ophioglossales* (Цвелёв, 1993 : 53). В дальнейшем эволюция вегетативных и репродуктивных фитонов могла проходить независимо и неодновременно. Для растений, живших в оптимальных для жизни условиях, было выгодно полимеризировать вегетативные фитоны, которые давали все большее количество продуктов фотосинтеза для развития репродуктивных органов, закономерно заканчивающих собою простой, неразветвленный побег. Уже у несущих споры особей папоротников полимеризация вегетативных фитонов — «трофофиллов» — могла зайти очень далеко, так как для репродуктивных фитонов — спорофиллов — было только выгодно все более возвышаться над поверхностью земли. В противоположность им, особи — гаметофиты — имеют облик одиночных талломоподобных фитонов, так как для полового размножения им необходима вода, имеющаяся лишь у поверхности земли. Позднее, у голосеменных и покрытосеменных половое размножение стало осуществляться с помощью других факторов (ветра, насекомых и др.), вследствие чего необходимость в воде отпала, и гаметофит стал быстро редуцироваться, потеряв свою индивидуальность.

Мы считаем, что концепция фитона может с успехом использоваться для решения многих сложных вопросов теоретической морфологии. На наш взгляд, важнейшим выводом из концепции фитонизма является положение о том, что истинной (по происхождению!) верхушкой каждого фитона следует считать верхушку листа или спорофилла, включая в последний также «элементарные цветки» — тычинки и плодолистики. Поэтому каждый следующий фитон побега формируется как боковая структура, имеющая свой профилл (у однодольных) или 2 профилла (у двудольных), которые, конечно, могут различным образом видоизменяться или редуцироваться. Таким образом, состоящий из фитонов простой побег имеет симподиальный способ нарастания, который нельзя смешивать с симподиальным ветвлением побегов. При полимеризации фитонов в одном узле побега, выгодной в отношении экономии материала, листорасположение становится супротивным или мутовчатым, при котором нарастание побега становится моноподиальным, и надобность в профиллах как структурах, защищающих зачаток боковой почки, исчезает (Цвелёв, 1997 : 56).

Зародыш однодольных покрытосеменных, с точки зрения концепции фитонизма, представляет собой вегетативный фитон, у которого семядоля гомологична листовой части фитона развитого побега, а гипокотиль — его стеблевой части (междоузлию). Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить зародыш злаков с любым вегетативным фитоном их побегов. Конечно, фитон — зародыш — может быть различным образом развит: от недифференцированной структуры, подобной предзародышу, у орхидных до хорошо развитого зародыша злаков, имеющего почечку. Почечка зародыша является зачатком первого побега растения, формирующегося из семени, а сам зародыш следует считать первым базальным фитоном этого побега. С этой точки зрения, семядоля — щиток зародыша злаков — является первым, видоизмененным листом этого побега, колеоптиль — профиллом второго (входящего в почечку) фитона побега, а профиллами следующих фитонов побега — почечки — будут язычки листьев (Цвелёв, 1997).

Зародыш двудольных покрытосеменных обычно составлен 2 базальными фитонами (результат полимеризации в одном узле одного фитона), а его семядоли являются первой парой листьев первичного побега, зачаток которого — почечка — находится между семядолями. Хотя зародыш однодольных более примитивен по сравнению с зародышем двудольных, не исключено, что последний сформировался у предков двудольных еще до появления у них покрытосемянности. Можно предполагать, что в случае двудольных при наличии общей почечки у обоих базальных фитонов первичный побег будет иметь супротивное листорасположение, а при принадлежности почечки только одному из базальных фитонов листорасположение на побеге останется очередным. Нередко (например, у *Atriplex* и *Epilobium*) фитоны в начале развития побега супротивно расположены, и каждая пара их имеет общую стеблевую часть, но позднее они становятся очередно расположенными. Обратное соотношение не должно встречаться, однако в соцветиях или при цветках более или менее видоизмененные фитоны часто становятся супротивно или мутовчато сближенными с целью защиты развивающихся соцветий и цветков от внешних воздействий. Отметим, что у высокоспециализированных родов *Clematis* и *Atragene* аномальное для *Ranunculaceae* супротивное листорасположение, на наш взгляд (Цвелёв, 1997 : 55), является результатом редукции очередных листьев розетки и замены их стерилизованными парными прицветниками, характерными для некоторых видов близкого рода *Anemone* s. l.

Только с позиций фитонизма становится понятным, почему прилистники и гомологичные им одиночные структуры однодольных (например язычки, верхние цветковые чешуи и колеоптиль у злаков) имеют профилловую природу (Цвелёв, 1997), являясь профиллами следующих фитонов побегов. Разумеется, мы принимаем все структуры предлистовой природы не за первые листья (т. е. листовые части фитонов), а за выросты материнских фитонов, первичной функцией которых была защита зоны роста вновь формирующихся фитонов.

Из концепции фитона следует и вторичность боковых соцветий по сравнению с верхушечными, например в родах *Gentiana* (Серебрякова, 1979) и *Veronica* (Цвелёв, 1981). Ведь ветвление первичного (развивающегося из семени) побега явно вторично, и теоретически — каждый побег должен заканчиваться репродуктивными фитомерами (у покрытосеменных тычинками или плодолистиками), редукцию которых и формирование их на эволюционно вторичных боковых побегах следует считать также вторичной особенностью. Однако при этом надо учитывать возможность замещения стерильной верхушки основного побега боковым побегом при симподиальном ветвлении побегов. Так, у *Batrachium* побег заканчивается цветком, а стебель продолжает пазушный боковой побег, в результате чего кажется, что цветки видов этого рода являются боковыми и расположенными на стебле супротивно листьям.

В отношении соматической эволюции покрытосеменных растений несостоятельной оказывается широко распространенная гипотеза о преобладании в ней перехода от деревьев и кустарников к травам. Достаточно очевидно, что значительная полимеризация фитонов при переходе от трав к деревьям и кустарникам, как и прогрессирующее в ходе эволюции удлинение их стеблевых частей, означают все более высокую специализацию: укрепление стеблей за счет их лигнификации и совершенствование проводящей системы в результате усиления камбиальной активности. «Обратный ход» такой эволюции маловероятен, что убедительно подтверждается отсутствием каких-либо травянистых потомков у многочисленных деревьев и кустарников, известных нам по ископаемым остаткам во внетропических странах. Еще раньше ставшие деревьями и кустарниками роды современных голосеменных, несмотря на значительно ухудшившийся климат внетропических территорий, так и не стали травами. Часто в пределах родственных групп древесные и кустарниковые их представители сохраняют некоторые примитивные признаки, что принимается за доказательство их первичности по сравнению с травянистыми представителями той же группы. При этом забывают об обычной неравномерности (мозаичности) всякой эволюции. Ведь в результате быстрой начальной эволюции многие филумы становятся эволюционными тупиками, сохраняя отдельные примитивные признаки. В настоящее время они обычно являются более древними, но не могут быть предками менее специализированных современных таксонов той же группы.

С точки зрения фитонизма, лист является основной, фотосинтезирующей частью невидоизмененных вегетативных фитонов. Строению и онтогенезу листьев посвящена обширная литература, в том числе большие разделы в учебных руководствах по морфологии растений (например, Лотова, 2001). Здесь мы коснемся лишь некоторых теоретических вопросов, связанных с эволюцией листьев. Мы уже отмечали выше, что лист вместе с ниже расположенным междоузлием, т. е. цельный фитон, составляют одну ось, верхушкой которой является верхушка листа (в том числе верхушка семядоли однодольного зародыша). Более примитивные междоузлия, например у наших лесных папоротников из родов *Dryopteris*, *Athyrium* и *Matteuccia*, сильно укорочены и тесно связаны со своей листовой частью, но в ходе дальнейшей эволюции они получили возможность удлиняться за счет вторичной меристемы и все более дифференцируются от листьев, формируя стебель побега. Еще А. Н. Бекетов (1862) считал, что типы строения листа и стебля едины. Немногим позднее М. Т. Masters (1869) писал, что между осью и листом нет существенных различий, и лист является лишь более высоко специализированной частью одной и той же оси.

Теоретически наиболее примитивный лист должен быть непосредственным продолжением своего междоузлия, сходным с ним морфологически и анатомически. Такие листья имеются у многих видов родственных семейств *Juncaceae* (*Juncus filiformis* и др.) и *Cyperaceae* (*Schoenoplectus lacustris* и др.), у которых соцветие является как бы боковым, а, с точки зрения фитонизма, оно действительно боковое. Отметим, что на корневищах *Schoenoplectus* имеются и вегетативные побеги с характерными для других однодольных линейными листьями. Мы считаем вполне возможным, что стеблевидные цилиндрические листья могли быть унаследованными от тех далеких предков однодольных, у которых еще не было кладифицированных листовых пластинок. Ведь мало вероятно, что лучше приспособленные для фотосинтеза кладифицированные листья могли в ходе эволюции стать цилиндрическими.

Очевидно, что для более продуктивного фотосинтеза, особенно в условиях затененности, лист должен иметь значительно большую поверхность. У однодольных листья уплощались двумя способами: дорсивентрально (в этом случае они становились линейными, ланцетными или эллиптическими с параллельным или дуговидным жилкованием) или латерально (в этом случае они становились мечевидными, как у рода *Iris*). В. А. Красилов (1989 : 24) считает латерально уплощенные листья более «каулоидными» (похожими на стебель), что кажется более примитивной особенностью, хотя, на наш взгляд, более вероятно, что оба способа уплощения листьев осуществлялись независимо друг от друга. В обоих случаях промежутки между расходящимися жилками заполнялись хлоренхимой, что приводило к более интенсивной фотосинтетической активности листьев. Перистое и пальчатое жилкования отмечаются лишь у немногих однодольных (например, у *Araceae* и в трибе *Phareae* семейства злаков), где они, по-видимому, вторичны. Примитивной особенностью листьев однодольных является и отсутствие у них супротивного и мутовчатого листорасположения (Цвелёв, 1993 : 56). Листья однодольных обычно сидячие (тоже примитивный признак!) и часто имеют несколько сильно развитых жилок, которые при соединении со стеблевыми частями фитонов обычно формируют многолакунный узел, который обоснованно считается многими авторами (например, Тахтаджян, 1964 : 48—61) более примитивным. Изредка листовые части фитонов у однодольных могут видоизменяться в чешуйки (например, у *Asparagus*) или полностью редуцироваться (например, у *Lemnaceae*), и в этих случаях фотосинтезирующими органами становятся их стеблевые части.

Листья двудольных покрытосеменных еще более разнообразны, чем у однодольных, вследствие чего установить их наиболее примитивную форму очень трудно. Прежде мы (Цвелёв, 1977 : 82) не считали возможным решить этот вопрос, однако в настоящее время мы склоняемся к признанию первичности, по меньшей мере, для большинства семейств двудольных (*Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae* и др.) с различным образом рассеченных листьев. По-видимому, на одной и той же основе — системе ветвящихся жилок с сосудистыми пучками — могли формироваться листья различной формы: от сложных до цельных зубчатых и даже цельнокрайных. Очень интересными работами Т. В. Гендельс (1988а, б; и др.), к сожалению, занимавшейся исследованием онтогенеза лишь более продвинутых листьев деревьев и кустарников, а не трав, установлено, что принципиальных различий между цельными и различным образом рассеченными листьями двудольных не существует, что во многих случаях допускает появление разнолистности в пределах одной сложной особи. Ею было показано, что независимо от формы взрослого листа в ходе морфогенеза листья двудольных проходят стадию трехлопастного зачатка (Гендельс, 1988б : 1555—1556), причем боковые лопасти, по-видимому соответствует прилистникам, а средняя лопасть способна полимеризоваться — делиться на более мелкие лопасти или бугорки, которые в ходе дальнейшего развития могут стать как зубцами цельного листа, так и листочками сложного листа. В последнем случае листовая часть зачатка фитона начинает ветвиться подобно обычному побегу, о чем свидетельствует факт нередкого присутствия (например, у многих родов трибы *Phaseoleae* сем. *Fabaceae*) у основания листочков сложного листа вполне развитых «прилистничков», вполне гомологичных прилистникам листьев на обычных побегах и также имеющих «профилловую» природу.

Для многих семейств двудольных (особенно *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Gentianaceae* и др.) характерен переход к супротивному или мутовчатому листорасположению. Этот переход выгоден для растения, так как в этом случае отпадает надобность в профиллах у основания каждого следующего фитона побега, зона роста которого защищена основаниями ниже расположенных листьев. При таком переходе достигается также некоторая экономия строительного материала: расположенные в одном ярусе фитоны имеют общую стеблевую часть. Поэтому обратный переход от супротивного или мутовчатого листорасположения к очередному маловероятен.

Что касается цветков покрытосеменных растений, то достаточно очевидно, что их основу формируют «элементарные цветки» — тычинки и плодолистики, — являющиеся репродуктивными фитонами, вполне гомологичными спорофиллам папоротников. Околоцветник, если он имеется, формируется или из видоизмененных вегетативных фитонов (обычно чашелистики), или из стерилизованных репродуктивных фитонов (обычно лепестки), хотя вполне вероятно участие в формировании цветков также структур профилловой природы.

Для нас не вполне понятны причины, заставившие большинство ботаников отказаться от концепции фитонизма. Б. М. Козо-Полянский (1922, 1937), пожалуй, единственный из отечественных ботаников, кто уделяет много внимания фитонизму, явно сочувствуя многим его положениям. Довольно подробно он рассматривает взгляды первых «фитонистов». В работах А. Л. Тахтаджяна (1954, 1964 и др.) мало говорится о фитонизме. В книге И. Г. Серебрякова (1952 : 24—25) лишь 2 страницы посвящены «фитонизму и его критике». Очень кратко упомянув о взглядах Гете и первых фитонистов, Серебряков пишет: «Фитонические представления, возникшие в эпоху идеалистической морфологии, не могут служить теоретической базой учения об основных органах высших растений». И дальше: «Понятие анафита или фитона, т. е. листа с очевидным его основанием, ...является плодом геометрического анализа структуры побега, оно лишено биологического и филогенетического смысла. Поэтому теория анафита как основного структурного элемента высшего растения должна быть отброшена, как проявление формалистических настроений в морфологии, нередко имевших место в истории нашей науки». Такие суровые обвинения фитонизма этим автором никак не обосновываются. Хотя и кратко, но с определенным сочувствием к фитонизму излагают его основы К. И. Мейер (1958) и В. В. Письяукова (1980). Возможности концепции фитонизма еще недостаточно оценены. Но, как уже отмечено выше, мы считаем, что она имеет большое значение для дальнейшего развития филогенетической морфологии растений и заслуживает всестороннего обсуждения.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке программы ведущих научных школ (НШ — 2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекетов А. Н. Курс ботаники. Руководство для университетских слушателей. СПб., 1862. Т. 1. Вып. 1—5. 218 с.

Гендельс Т. В. Формирование листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 4. С. 553—562.

Гендельс Т. В. Особенности морфогенеза листа двудольных // Бот. журн. 1988б. Т. 73. № 11. С. 1554—1559.

Козо-Полянский Б. М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж, 1922. 167 с.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 255 с.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 264 с.

Лотова А. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2001. 526 с.

Мейер К. И. Морфология высших растений. М., 1958. 254 с.

Письяукова В. В. Элементы морфологической эволюции растений. Л., 1980. 70 с.

Рытова Н. Г. Пазушная меристема и ее производные у видов рода *Cleistogenes* (*Poaceae*) по данным СЭМ (колониальный и организменный уровни организации тела растения) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 170—179.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии растений. М.; Л., 1964. 236 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 167 с.

Цвелёв Н. Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 1. С. 79—88.

Цвелёв Н. Н. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 6. С. 82—92.

Цвелёв Н. Н. Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

Цвелёв Н. Н. Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 54—57.

Цвелёв Н. Н. Зародыши семян покрытосеменных растений (*Magnoliophyta*) как первичные фитомеры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 4. С. 60—64.

Braun A. Das Individuum der Pflanze in seinem Verhaltniss zur Species. Berlin, 1853. 122 S.

Chauveaud G. La constitution et l'évolution morphologi e du corps chez les plantes vasculaires. Paris, 1914. 4 p.

Delpino F. Teoria generale della fillotassi // Genova Univ. Atti, 1883. T. 4 (Pt 2).

Gaudichaud C. Recherches generaleés sur l'organographie, la physiologie, et l'organogénie des végétaux // Ann. Sci. Nat., 1841. T. 15 (Bot.). P. 257—268.

Goethe J. W., von. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1790. 86 S.

Gray A. The botanical text-book. Pt 1. Structural botany or organography on the basis of morphology. Ed. 6. N. Y.—Chicago, 1879.

Masters M. T. Vegetable teratology, an account of the principal deviations from the usual construction of plants. London, 1869. 610 p.

Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil 2. Prag, 1907. S. 279—731.

SUMMARY

The concept of phytonism is of a great importance for the solution of many difficult questions in the phylogenetic morphology of higher plants. In particular, the concept provides evidence against a widespread hypothesis of the somatic evolution from trees and bushes to herbs; it explains patterns of leaf arrangement and the embryo structure of the higher plants; it confirms the prophyll nature of the stipules and some other structures. The potentials of this concept are still insufficiently appreciated.

УДК 001.8[58]

© В. С. Шнеер

КРАТКИЙ ОЧЕРК СПОСОБОВ ПОЛУЧЕНИЯ, ОБРАБОТКИ И ТРАКТОВКИ ДАННЫХ ПО ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМ ДНК В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ.

II. МЕТОДЫ ПОСТРОЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ДЕРЕВЬЕВ И ОЦЕНКИ ИХ ДОСТОВЕРНОСТИ; О ВЫБОРЕ ТАКСОНОВ И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК ДЛЯ АНАЛИЗА

V. S. SHNEYER. A BRIEF OUTLINE OF METHODS FOR RECEIVING, HANDLING AND TREATING DNA SEQUENCE DATA IN PLANT SYSTEMATICS. II. METHODS FOR CONSTRUCTING TREES AND ESTIMATION OF THEIR ASSURANCE; CHOOSING DNA SEQUENCES FOR ANALYSIS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shneyer@VS11044.spb.edu

Поступила 21.06.2004
Окончательный вариант получен 27.10.2004

Рассматриваются наиболее распространенные методы построения филогенетических деревьев по данным о последовательностях ДНК, модели нуклеотидных замен, построение консенсусных деревьев, способы оценки статистической достоверности деревьев, комбинирование последовательностей, а также предпосылки, связанные с выбором таксонов и участков ДНК для исследования.

Ключевые слова: методы молекулярной систематики растений, геносистематика, молекулярная филогенетика.

В первой части обзора (Шнеер, 2005) были рассмотрены методы выделения, амплифицирования и секвенирования ДНК, выбор праймеров, принципы и подходы, применяемые для выравнивания множества последовательностей, способы характеристики их вариабельности.

Когда получены матрицы данных, следующая задача — определить эволюционные расстояния между последовательностями ДНК сравниваемых таксонов, на основании которых можно построить филогенетические деревья. Эволюционное расстояние (p distance) можно определить, оценив долю позиций, в которых есть замены нуклеотидов. Если вероятность возникновения замены нуклеотида одинакова во всех позициях последовательности, процесс следует биномиальному распределению. Но часто зависимость числа замен от времени дивергенции не является прямой, в некоторых позициях могут происходить множественные замены. С целью учета этих процессов вводятся различные поправки — Пуассонова, гамма-параметр (см. ниже) и др. Для изучения процессов изменений нуклеотидных последовательностей предложено также множество моделей.

Модели

При построении деревьев по данным о нуклеотидных последовательностях большинством методов используются математические модели, определяющие вероятности замены одного нуклеотида другим. Таких моделей существует много. В каждой из них выведено соответствующее уравнение для описания процесса замен. Некоторые модели приведены в таблице.

Так, согласно простейшей модели T. H. Jukes, C. R. Cantor (1969, цит. по Felsenstein, 1988), замены происходят случайно для всех 4 типов нуклеотидов (которые по этой модели присутствуют в равной доле). Модель включает только один параметр α (скорость замены нуклеотида на любой другой) и называется однопараметрической моделью.

Модели нуклеотидных замен

И/З	А	Т	Ц	Г
а) Однопараметрическая модель (Jukes, Cantor, 1969)				
А	—	α	α	α
Т	α	—	α	α
Ц	α	α	—	α
Г	α	α	α	—
б) Двухпараметрическая модель (Kimura, 1980)				
А	—	β	β	α
Т	β	—	α	β
Ц	β	α	—	β
Г	α	β	β	—
в) Четырехпараметрическая модель (Blaisdell, 1985)				
А	—	γ	γ	α
Т	δ	—	α	δ
Ц	δ	β	—	δ
Г	β	γ	γ	—
г) Пятипараметрическая модель HKY (Hasegawa, Kishino, Yano, 1985)				
А	—	βg_T	βg_C	αg_G
Т	βg_A	—	αg_C	βg_G
Ц	βg_A	αg_T	—	βg_G
Г	αg_A	βg_T	βg_C	—
д) Шестипараметрическая модель TN (Tamura, Nei, 1993)				
А	—	βg_T	βg_C	$\alpha_1 g_G$
Т	βg_A	—	$\alpha_2 g_C$	βg_G
Ц	βg_A	$\alpha_2 g_T$	—	βg_G
Г	$\alpha_1 g_A$	βg_T	βg_C	—
е) Восьмипараметрическая модель GTR ($f = 1$)				
А	—	$a g_T$	$b g_C$	$c g_G$
Т	$a g_A$	—	$d g_C$	$e g_G$
Ц	$b g_A$	$d g_T$	—	$f g_G$
Г	$c g_A$	$e g_T$	$f g_C$	—

Примечание. И — исходный нуклеотид; З — замененный нуклеотид; четыре элемента по диагонали от правого верхнего угла к левому нижнему представляют скорость транзиционных замещений на поколение, а остальные восемь элементов — скорость трансверсионных замен на поколение (см. также пояснения в тексте).

Однако предположение о случайном характере нуклеотидных замен в большинстве случаев не подтверждается. Например, установлено, что транзиции происходят чаще трансверсий. Согласно двухпараметрической модели M. Kimura (1980), скорость транзиционных замен на единицу времени в последовательности равна α, а скорость трансверсионных замен равна β.

Четырехпараметрическая модель (Blaisdell, 1985, цит. по Li, 1997) отличается от двухпараметрической тем, что, во-первых, скорость двух транзиций А → Г и Т → Ц (α) может отличаться от скорости двух других, Г → А и Ц → Т (β). Во-вторых, скорость замены нуклеотида *i* нуклеотидом *j* может отличаться от скорости обратной замены. Например, скорость трансверсии А → Т равна γ, а скорость трансверсии Т → А равна δ. В отличие от этого в двухпараметрической модели скорость прямых и обратных замен одинакова.

В пятипараметрической модели HKY85 (Hasegawa et al., 1985), кроме разных коэффициентов для транзиций и трансверсий, предусмотрены разные коэффициенты скорости изменений для разных типов нуклеотидов в соответствии с их частотой (поскольку четыре равновесные частоты в сумме должны давать 1, фактически они представляют три независимых параметра). Эта модель часто используется, так как является компромиссной с точки зрения ее сложности, с одной стороны, и потребности во времени компьютерных вычислений — с другой. Авторы шестипараметрической модели TN (Tamura, Nei, 1993), кроме того, предполагают, что скорость транзиций (α_1) между пуринами (А и Г) отличается от таковой (α_2) между пиримидинами (Ц и Т).

Самая общая модель нуклеотидных замен, которая была изучена рядом авторов, включает в себя любую другую модель с меньшим числом параметров в качестве частного случая. В последние годы все чаще можно встретить использование авторами так называемой общей восьмипараметрической модели GTR (general time-reversible), которая учитывает неравные частоты типов нуклеотидов, а также скорость некоторых типов замен (Rodrigez et al., 1990).

Увеличивая число параметров (их может быть не более 12), модель можно сделать более сложной и реалистичной. Тем не менее математические модели, используемые для описания эволюции последовательностей, — лишь грубое приближение к реальности, и более сложная модель не обязательно дает лучшие результаты (Nei, Kumar, 2000). Целый ряд специальных исследований показал, что когда последовательности слабо дивергированы (в случае близкородственных таксонов), подходят и простые модели. Для более дивергировавших, особенно для длинных (более 1000 пн — пар нуклеотидов) последовательностей, предпочтительны более сложные модели. Однако для сильно дивергировавших последовательностей опять необходимо пользоваться более простыми моделями (Li, 1997).

Разработаны специальные компьютерные программы выбора моделей, наиболее подходящих для тех или иных матриц данных при обработке их тем или иным методом, требующим моделей в явном виде (см. ниже), например программа MODELTEST (Posada, Crandall, 1998).

Для более точных расчетов учитывают также неравномерность скорости замен между нуклеотидными позициями (см. обзор Yang, 1996). Скорость замен на позицию может быть не одинакова для всех позиций последовательности, т. е. последовательность может быть гетерогенна по этому критерию. Это справедливо (и лучше изучено) для кодирующих последовательностей, где замены нуклеотидов в разных позициях кодонов не равновероятны, но наблюдается и у некодирующих, где это может быть связано с частым образованием вторичных структур (так называемых петель и стеблей — loops and stems). Показано, что в первом приближении скорость замен часто варьирует по позициям согласно гамма-распределению. Форма распределения определяется в основном параметром a. Определив значения этого параметра по имеющимся формулам в соответствии с используемой моделью, можно судить о характере эволюции данной последовательности. Значения $a = 0.5$, 1.0 и 2.0 соответственно приближенно свидетельствуют о сильной, промежуточной и слабой гетерогенности позиций по скорости замен. При $a < 1$ большая часть позиций имеет низкую скорость замен, они почти константны, тогда как некоторые позиции эволюционируют с высокой или низкой скоростью. Значение $a \approx 1$ может говорить о случайном распределении скоростей замен по позициям в последовательности. При $a > 1$ большая часть позиций может иметь промежуточную скорость замен, тогда как некоторые позиции изменяются с низкой или высокой скоростью. Точность оценки параметра a может повлиять на конечный результат — филогенетическую гипотезу.

Филогенетические деревья

Наиболее широко употребляющийся термин для формы представления сходства последовательностей — филогенетическое дерево, или просто дерево, хотя некоторые авторы предпочитают их называть филограммами или кладограммами. Кладограммой называется древовидная сеть, отражающая взаимосвязи между предками и потомками. Сеть, отражающая фенетические взаимосвязи, оцениваемые по степени сходства между таксонами (на основе как молекулярных, так и любых других признаков), называется фенограммой. Если время разделения и степень генетической (или морфологической) дивергенции связаны линейно, оба типа деревьев могут быть идентичны друг другу.

Филогенетическое дерево представляет собой графическую схему, состоящую из узлов и ветвей, на которой любые 2 соседних узла связаны только одной ветвью. Узлы представляют таксоны, а ветви определяют взаимоотношения между ними. Узлы дерева могут быть внешними (или концевыми) и внутренними (промежуточными). Концевые узлы на дереве (терминальные таксоны) соответствуют ныне живущим организмам, последовательности которых использовались для построения дерева. Внутренние узлы дают сведения о последовательности гипотетических предков ныне существующих таксонов. Чем дальше промежуточные узлы отстоят от концевых, тем более древним предкам они соответствуют. Если внутренний узел дает начало только двум непосредственно от него отходящим линиям, такой характер ветвления называется дихотомией, или бифуркацией, а если большему числу линий — политомией, или мультифуркацией. Монофилетическая группа, которая включает всех потомков общего предка, называется кладой (в литературе клада и монофилетическая группа часто используются как взаимозаменяемые понятия). Группы (клады), возникшие в результате одного и того же события дивергенции, называются сестринскими (рис. 1).

Филогенетические деревья могут быть корневыми или бескорневыми. На корневом дереве есть узел, называемый корнем, от которого к любому другому узлу ведет единственный путь. Направление каждого пути соответствует эволюционному времени, а корень является общим предком всех изучаемых таксонов (последовательностей). Бескорневое дерево определяет только отношения между ними, но не определяет эволюционного пути. Бескорневые деревья не содержат предположений или не требуют знаний об общих предках. В молекулярной систематике чаще строятся корневые деревья. Для укоренения дерева обычно берется внешняя

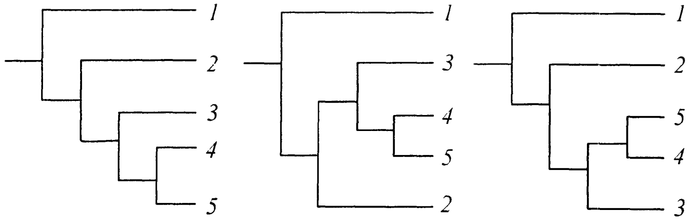


Рис. 1. Филограмма отношений 5 таксономических групп (показаны 3 из возможных вариантов ее изображения).

Сестринскими группами являются таксоны *4* и *5*, а также: *1* — по отношению к *2*, *3*, *4* и *5*; *2* — по отношению к *3*, *4* и *5*; *3* — по отношению к *4* и *5*.

группа (outgroup), т. е. таксон или группа таксонов, для которых на основании внешних данных, таких как палеонтологические или, в нашем случае, любые немолекулярные, предполагается, что она отделилась раньше изучаемых таксонов.

Характер ветвления дерева называется топологией. Длина ветви обычно представляет число изменений, которые в ней произошли. Есть два способа изображения деревьев. Ветви могут быть масштабированы, т. е. их длина пропорциональна числу нуклеотидных замен (рис. 2). При этом обычно дается масштаб (соответствие определенного отрезка ветви числу нуклеотидных замен), или число замен может быть указано на ветвях. Ветви могут быть не масштабированы, тогда их длина не пропорциональна числу замен, которое может быть отображено на ветвях (рис. 3). Такое представление позволяет выровнять в одну линию ныне существующие таксоны и, если нужно, разместить узлы, представляющие события дивергенции, на временнóй шкале.

Нужно заметить, что деревья обоих типов допускают свободное вращение частей относительно друг друга (рис. 1). Незнание этого свойства может создать ложное впечатление, что, например, таксоны разных клад, рядом расположенные, ближе друг к другу, чем другие члены этих клад, на деле это не так.

Методы построения филогенетических деревьев

На первых порах при построении деревьев, по данным о нуклеотидных последовательностях, использовались методы, разработанные более 40 лет назад в нумерической таксономии для анализа морфологических признаков и в генетике

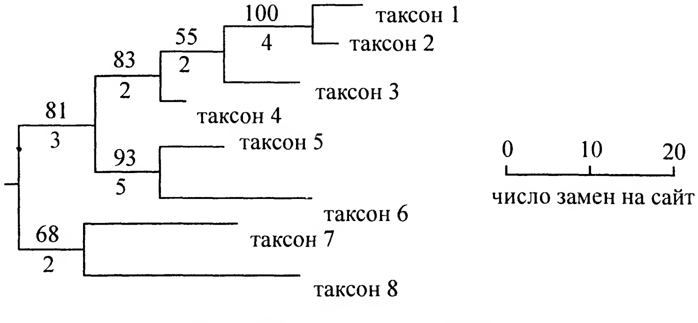


Рис. 2. Пример изображения масштабируемого дерева.

Длина ветвей пропорциональна числу замен в соответствии с указанным масштабом. Над ветвями указаны значения индекса бутстрепа, под ветвями — decay индекса.

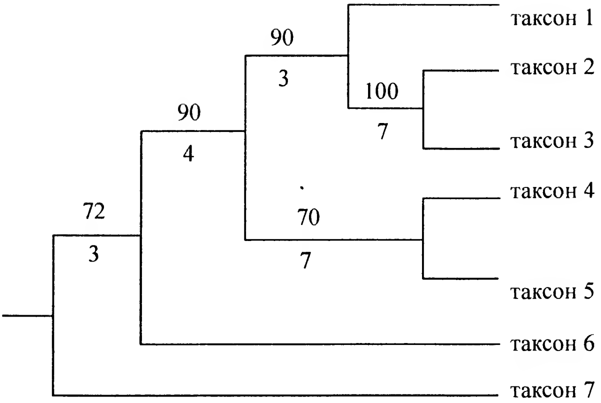


Рис. 3. Пример изображения немасштабируемого дерева.
Над ветвями указаны значения индекса бутстрепа, под ветвями — число нуклеотидных замен.

популяций для анализа частот генов. Большой вклад в развитие и разработку этих методов, а также соответствующего понятийного аппарата внесли авторы, развивавшие фенетический и кладистический походы. По мере быстрого прогресса в секвенировании и роста возможностей компьютеров разрабатывались специальные методы для анализа молекулярных данных, где число признаков существенно превышает таковое в не-молекулярных исследованиях. Используемые в настоящее время методы делятся на 3 группы — дистанционные, максимальной экономии и максимального правдоподобия.

1. Дистанционные (дистанционные матричные) методы

Для того чтобы строить деревья с помощью дистанционных методов, компьютерные программы преобразуют матрицу данных в матрицу различий, т. е. вычисляются эволюционные расстояния (числа нуклеотидных замен) между последовательностями для всех пар таксонов. По этим данным, с использованием специальных алгоритмов, строится филогенетическое дерево.

а) Метод невзвешенной попарной кластеризации с арифметическим усреднением (UPGMA — unweighted pair-group method using arithmetic averages) — простейший метод реконструкции деревьев — исходно был разработан для построения фенограмм, т. е. деревьев, которые отражают фенотипическое сходство таксонов (Sneath, Sokal, 1973). Метод UPGMA использует алгоритм последовательной кластеризации, в котором локальные взаимосвязи выводятся в порядке уменьшения сходства, и филогенетическое дерево строится ступенчатым способом. Сначала определяются две наиболее сходные друг с другом последовательности. Затем среди новой группы определяется следующая наиболее сходная пара и так далее, пока не останутся только две.

Метод невзвешенной попарной кластеризации с арифметическим усреднением предполагает постоянство скорости накопления замен во всех ветвях, однако доказано, что эта предпосылка часто нарушается. Поэтому, если скорости в филогенетических ветвях разные, деревья, построенные этим методом, могут содержать ошибки в порядке ветвления (т. е. топологические ошибки). В последние годы метод используется редко.

б) Метод соединения ближайших соседей (neighbour joining, NJ) является упрощенной версией метода минимальной эволюции. Идея последнего впервые была предложена в работе A. W. F. Edwards, L. L. Cavalli-Sforza (1963). Метод (как и рассматриваемый ниже метод максимальной экономии, или парсимонии) основан на философском принципе Оккама, согласно которому лучший способ объяснения процесса — тот, который требует наименьшего числа допущений. При построении деревьев наилучшим считалось такое, которое характеризуется наименьшей суммой длин всех ветвей. Принцип, или, как его иногда называют, критерий оптимальности этих методов сходен, однако метод минимальной эволюции — дистанционный. Сумма длин ветвей вычисляется обычно по методу наименьших квадратов (руководствуясь оценками попарных расстояний между последовательностями) и определяется для каждой из возможных альтернативных топологий. Этот метод нетрудно применять, когда число сравниваемых последовательностей менее 50. При большем числе таксонов весьма затруднительно вычислять суммы длин ветвей для всех возможных альтернативных деревьев (хотя для этого метода тоже применяются приемы эвристического поиска, см. ниже). Поэтому была предложена упрощенная версия — метод соединения ближайших соседей (Saitou, Nei, 1987). Важнейшей концепцией метода является понятие соседей, которыми считаются таксоны, соединенные единственным узлом на бескорневом дереве (Fitch, 1981). Метод заключается в последовательном определении таких пар соседей, которые могут минимизировать общую длину дерева. Он не рассматривает все возможные топологии, но на каждом этапе кластеризации таксонов использует принцип минимальной эволюции. Так, если скомбинировать таксоны 1 и 2, соединенные одним узлом и являющиеся ближайшими соседями, и рассматривать их как один таксон, для них найдется новый ближайший сосед и так далее. Таким образом можно определить топологию дерева, последовательно соединяя соседей и продуцируя новые пары соседей. Этот метод дает только одну топологию (хотя разработаны варианты, позволяющие находить не только ближайших соседей, но и таксоны, несколько менее близкие, однако они редко применяются).

Метод ближайших соседей не предполагает равенство скоростей эволюции. Но он содержит предпосылку того, что эффект неравенства скоростей можно скорректировать по расстояниям в матрице, т. е. он сильно зависит от точности определения расстояний. Небольшие расстояния можно определить довольно точно, и метод может хорошо работать даже при непостоянной скорости эволюции, если используются достаточно длинные последовательности. В то же время, если последовательности короткие, значения расстояний могут иметь большие статистические ошибки. Кроме того, если расстояния велики или скорость эволюции сильно различается между нуклеотидными позициями, точное определение расстояний затруднительно. В любом из этих случаев эффективность дистанционных методов может вызывать сомнения (см. Li, 1997).

Так как дистанционные методы дают единственную топологию (дерево), они за это критиковались, и обращение к методам, показывающим несколько статистически возможных вариантов топологий, представляло собой прогресс в молекулярной филогенетике (Felsenstein, 1988).

2. Метод максимальной экономии (maximum parsimony method, MP)

Метод максимальной экономии использует дискретные признаки — нуклеотидные позиции в ДНК, и филогенетические деревья строятся, принимая во внимание эволюционные взаимоотношения нуклеотидных последовательностей для каждой позиции. Метод сначала был разработан для морфологических признаков (Hennig, 1966), затем использован для данных по аминокислотным последовательностям и позже модифицирован для нуклеотидных последовательностей (Fitch, 1977). Метод максимальной экономии определяет дерево, которое требует минимальное число эволюционных изменений для описания формирования наблюдаемых различий между последовательностями изучаемых таксонов. Такое дерево называется максимально экономным (parsimonious). Обычно находится несколько (иногда очень много) деревьев с одним и тем же минимальным числом изменений.

Процедура нахождения максимально экономного дерева примерно такова: сначала идентифицируют все информативные позиции (те, в которых есть по меньшей мере два разных типа нуклеотидов, каждый из которых представлен не менее чем в двух изучаемых последовательностях). Затем для каждого возможного дерева определяют минимальное число замен в каждой информативной позиции и суммируют их число по всем информативным позициям. Наконец, выбирают дерево или деревья с наименьшим числом замен.

Нужно заметить, что в теории молекулярной эволюции (и в определенном смысле в ее практическом применении — молекулярной систематике) большое значение имеет понятие гомоплазии, пришедшее из кладистики. Гомоплазии здесь — это конвергенции, параллелизмы и реверсии признаков (нуклеотидов в определенных единичных или нескольких позициях).

Если нет гомоплазий во всех позициях и число нуклеотидов в последовательности (n) очень велико, то метод может давать верную топологию. На практике, однако, гомоплазии часто присутствуют, и n весьма мало́. Если степень дивергенции последовательностей мала, гомоплазии редки, метод максимальной экономии работает хорошо. Но если степень дивергенции велика, гомоплазии часты, он работает хуже. Считается, что метод максимальной экономии имеет преимущества перед дистанционными методами и методом максимального правдоподобия, так как не содержит явных предпосылок о равенстве скорости эволюции или характере замен (Nei, Kumar, 2000), т. е. не требует использования той или иной модели эволюции. Есть разные версии метода максимальной экономии, без взвешивания признаков, когда принимается, что все замены равновероятны, и со взвешиванием, когда разным типам замен придается разный вес, и некоторые из этих эффектов можно учесть в компьютерном алгоритме, хотя это требует предварительных заключений о степени их проявлений. Число выявляемых деревьев (в меньшей мере их длина) зависит от применяемых критериев и схем взвешивания признаков. Наглядная таблица сравнения числа и длины деревьев в зависимости от использования разных критериев дана, например, в работе L. A. Johnson et al. (1999).

Если число изучаемых таксонов больше 6, число возможных альтернативных деревьев так велико, что для вычислений требуется компьютерная программа. В этом случае, если имеется не более 10 таксонов и не очень длинные последовательности, можно рассмотреть все возможные деревья и найти максимально экономное дерево (или деревья). Это называется исчерпывающим поиском (exhaustive search). Но в случае 10 таксонов необходимо рассмотреть более 2 миллионов возможных деревьев, и, если последовательности длинные, время вычислений становится очень большим. Поэтому, если число таксонов более 10, исчерпывающий поиск не проводится. Для уменьшения числа потенциально оптимальных деревьев, которые необходимо рассматривать, метод максимальной экономии использует варианты техники «branch-and-bound» (Hendy, Penny, 1982). В этом подходе деревья, длина которых явно превышает длину ранее уже рассмотренного дерева, игнорируются, и максимально экономное дерево находят среди деревьев, потенциально имеющих меньшую длину. Метод гарантирует нахождение всех максимально экономных деревьев без исчерпывающего поиска. Однако и этот подход требует очень много времени, когда в группе больше 20 таксонов. (Исследователи иногда указывают, сколько компьютерного времени ушло на те или иные вычисления. Так, анализ матрицы из 484 признаков для 57 таксонов трибы *Paniceae* методом максимальной экономии занял более 1000 ч работы на 4 компьютерах (Duvall et al., 2001). Для облегчения работы иногда задачу разбивают на несколько частей меньшего объема).

Для обработки больших матриц данных применяются так называемые эвристические поиски (heuristic searches). При этом рассматривается только небольшая часть всех возможных деревьев, и нет гарантии, что все максимально экономные деревья будут найдены. Однако можно повысить вероятность нахождения максимально экономного дерева, используя некоторые приемы, например, алгоритмы «ступенчатое добавление» (stepwise addition) и «обмен ветвями» (branch swapping). Здесь сначала строится временное (provisional) дерево с помощью алгоритма ступенчатого добавления, а затем оно подвергается процедуре обмена ветвями для нахождения максимально экономного дерева. «Обмен ветвями» в свою очередь может быть осуществлен с помощью разных алгоритмов, наиболее часто используемый — TBR (tree bisection-reconnection) (см. Li, 1997; Nei, Kumar, 2000).

Процедура определения длины ветвей по методу максимальной экономии имеет тенденцию ее недооценивать, так как она предназначается для минимизации числа требующихся изменений. Недооценка может быть выражена слабо, если дерево содержит только короткие ветви, в противном случае недооценка становится серьезной. С другой стороны, то, что при анализе не учитываются невариабельные (с точки зрения метода максимальной экономии) позиции, может завышать оценки расстояний между таксонами.

Так как метод максимальной экономии очень часто используется в молекулярно-филогенетических исследованиях, его применение и результаты скрупулезно анализируются. Кроме того, используется компьютерное моделирование (simulation), которое представляет удобное средство для сравнения рабочих качеств разных методов, так как при этом можно изучать множество разных условий и потому, что известно правильное (т. е. модельное) дерево, так что можно определить вероятность того, что метод позволит построить правильное дерево. В результате были обнаружены некоторые нежелательные явления, иногда обнаруживающиеся при работе методом максимальной экономии, возможность которых необходимо иметь в виду. Это — эффекты «притяжения длинных ветвей» (long branch attraction) и «островов» (islands), нередко обсуждаемые в статьях.

«Притяжение длинных ветвей» может возникнуть в результате неравновесности выборки и различия в скорости эволюции в разных линиях. Эффект необнаружимых (из-за вымирания промежуточных таксонов) или ненаблюдаемых (из-за недостаточности выборки) замен — введение ложных сходств, которые могут привести к трактовке независимо возникших нуклеотидов в некоторых позициях как гомологичные (Felsenstein, 1978; Penny et al., 1987).

Предположим, что в исследуемой группе один крупный род представлен несколькими видами, а два других — только одним. Может оказаться, что накопление замен в последовательностях данного гена у видов двух последних родов происходит с большей скоростью, чем у видов первого рода, т. е. ветви, соответствующие этим двум родам, будут более длинными. При этом, по чисто статистическим причинам (из-за большого числа замен), может случиться, что в каких-то позициях у этих двух родов окажутся одинаковые нуклеотиды, не полученные от предков, а независимо возникшие, тем не менее при построении дерева по критерию экономности эти ветви на дереве окажутся соединенными. Для разбивки длинных ветвей было предложено добавление соответствующих таксонов к выборке (конечно, при условии, что таковые существуют в природе и доступны), так как если их будет несколько в группе, вероятность совпадения случайно накопленных замен будет ниже.

Было также обнаружено, что при больших наборах данных часто возникают альтернативные группы, или «острова» (islands) равно максимально экономных деревьев, каждое из которых отличается от какого-либо другого перестройкой (rearrangement) одной ветви. Возможность существования островов была показана сначала при филогенетическом анализе не-молекулярных признаков (Maddison, 1991), и это трактовалось как свидетельство вероятности нескольких альтернативных эволюционных сценариев для данных признаков. Появление островов — это следствие эвристических методов поиска, включающих «обмен ветвями», которые удерживают короткие деревья или деревья равной длины «по принципу храпового механизма». Некоторые деревья равной длины или более короткие, а также некоторые острова могут быть не найдены при использовании этих методов. При существовании островов деревья будут более сходны с другими на том же острове, чем с деревьями на других островах. Т. е. при наличии нескольких островов и их ненахождении можно получить искаженную топологию. Для обнаружения таких дизъюнктных, равно оптимальных островов были предложены (Maddison, 1991) специальные методы множественного случайного добавления таксонов, в частности STEEPEST DESCENT, MULPARS и NNI (nearest neighbour interchange), которые часто применяются и совершенствуются.

3. Методы максимального правдоподобия (maximum likelihood, ML)

В статистике метод максимального правдоподобия относят к точным методам оценки неизвестного значения параметров. В биологии впервые было предложено использовать его для реконструкции деревьев по данным о частотах генов (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967). Позже были разработаны алгоритмы метода максимального правдоподобия для данных по нуклеотидным последовательностям (Felsenstein, 1981). Метод максимального правдоподобия реализует вероятностную модель процесса нуклеотидных замен. В молекулярной филогенетике метод использует информацию о состоянии признаков по всем позициям, в явном виде требует заключений о модели нуклеотидных замен и представляет собой, в отличие от вышеописанных методов, метод получения статистических оценок. Здесь используется функция правдоподобия — вероятность наблюдения данных (данного набора последовательностей) при данной топологии дерева и при условии, что эволюция происходила по данной модели. Значение параметров, при которых функция правдоподобия достигает наивысшего максимума, называется максимальным правдоподобием. Параметры, которые подлежат рассмотрению, это — длина ветвей в каждой топологии, и правдоподобие максимизировано для оценки длины ветвей. Правдоподобие данного гипотетического дерева — это его вероятность для данной конфигурации нуклеотидов во всех последовательностях и согласно данной модели эволюции.

Поначалу из-за трудоемкости вычислений метод максимального правдоподобия использовался редко. По мере увеличения быстродействия компьютеров метод применяется все чаще. Одним из преимуществ метода является то, что для него можно создать компьютерную программу с возможностью выбора скорости и характера замен, так что метод может учесть разные ситуации.

Многие исследователи склоняются к тому, что метод максимального правдоподобия дает наилучшие результаты. Но он требует даже больших затрат времени, чем метод максимальной экономии, потому что он рассматривает все альтернативные деревья и для каждого дерева отыскивает максимальное значение правдоподобия, поэтому при больших матрицах здесь также используются эвристические подходы для уменьшения числа рассматриваемых деревьев.

Кроме того, получила распространение практика использования метода максимального правдоподобия для анализа деревьев, построенных другим методом, например методом максимальной экономии. Для уменьшения компьютерного времени, требующегося при анализе методом максимального правдоподобия, иногда используют и такой прием: сокращают число анализируемых таксонов, удаляя некоторых членов хорошо поддержанных клад, выявленных методом максимальной экономии (см., напр., Senters, Soltis, 2003). При этом все равно необходимы очень мощные компьютеры, кроме того, алгоритмы поиска деревьев в таких программах все же проверяют меньше потенциально оптимальных деревьев, оставляя больше возможностей (по сравнению с методом максимальной экономии), что деревья со сходной степенью правдоподобия, но разной топологией не будут найдены (Olmstead, Palmer, 1994). При этом также может возникать эффект «островов».

В итоге получалось, что метод максимального правдоподобия, сохраняя все его преимущества, можно применять лишь для небольших наборов данных, а другие методы не позволяют использовать всю информацию (по всем позициям), содержащуюся в последовательностях ДНК.

Байесовский подход (Bayesian inference, BI). В 1996 г. сразу тремя группами исследователей независимо было предложено использовать в молекулярной филогенетике известный в статистике байесовский подход (Rannala, Yang, 1996, и др.). Некоторые считают его вариантом метода максимального правдоподобия, во всяком случае здесь тоже используется функция правдоподобия в качестве стратегии поиска наилучших деревьев. Этот поход к решению статистических задач восходит к работам математика XVIII в. Т. Байеса и получил развитие в статистике во второй половине XX в. Он основан на предположении, что параметр в статистической модели является случайной величиной с заданным (априорным) распределением (подробнее см.: Кокс, Хинкли, 1978). Подход сочетает построение филогенетических деревьев и поиск наилучшего дерева с оценкой достоверности фрагментов топологии дерева (и используемой модели), базируясь на величине, называемой апостериорной вероятностью дерева, путем нахождения ее максимального значения (maximum posterior probability — MAP). Апостериорная вероятность дерева может быть интерпретирована как вероятность того, что дерево правильное. Здесь, как и в методе максимального правдоподобия, анализируются все признаки (позиции). Алгоритмы основаны на методах Марковских цепей и Монте-Карло (Markov chains Monte Carlo — MCMC) и позволяют обрабатывать большие наборы данных за гораздо более короткое время, чем методом максимального правдоподобия с последующим бутстреп-анализом (см. ниже). При этом можно использовать сложные модели эволюции, и предполагается, что метод мало чувствителен к различиям в скорости эволюции в разных ветвях (Rannala, Yang, 1996). Байесовский подход быстро получил распространение, однако он требует компьютеров с очень большими резервами памяти. В настоящее время проводятся интенсивные исследования этого подхода, его возможностей и перспектив (Huelsenbeck et al., 2002; Archibald et al., 2003).

Можно упомянуть, что метод максимальной экономии является типичным представителем кладистического подхода, метод невзвешенной попарной кластеризации с арифметическим усреднением — типичный фенетический метод. Однако, согласно Li (1997), другие методы невозможно отнести к тому или иному подходу.

Наиболее часто используемые компьютерные пакеты программного обеспечения для филогенетического анализа — PHYLIP (J. Felsenstein) и (D. L. Swofford) — имеют алгоритмы для многих методов, включая NJ, MP и ML, и большой выбор разнообразных опций. Их версии регулярно обновляются, скорость и мощность быстро возрастают. Есть программа для построения деревьев байесовским методом — MrBAYES (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). (Электронную информацию о филогенетических пакетах можно получить по адресу: http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/software.html).

Имея вышеупомянутые (или другие) программы, авторы, как правило, для одного и того же набора данных строят деревья разными методами, ибо считается, что, хотя сходство похожих топологий при различных методах построения деревьев не гарантирует нахождения «истинного» дерева, это дает дополнительную поддержку выявляемым отношениям родства (Kim, 1993).

В то же время, знакомясь с опубликованными работами, можно видеть, что часто фрагменты топологии, устойчивые и хорошо поддержанные на дереве, построенном одним методом, оказываются таковыми и на дереве, построенном другим методом, в то время как уточнить неопределенные результаты, применив другой метод построения дерева, удается сравнительно редко.

Консенсусные филогенетические деревья

Как уже упоминалось, метод максимальной экономии часто дает много равно максимально экономных деревьев (да и некоторые другие методы могут давать много деревьев). На их основе можно построить компиляционное дерево, представляющее все деревья. Оно называется консенсусным деревом. Есть разные типы консенсусных деревьев, но наиболее часто используемые — strict consensus tree и majority rule consensus tree.

Консенсусное дерево компилирует информацию, содержащуюся в ансамбле деревьев. Strict consensus tree содержит (удерживает) только те группировки таксонов, которые идентичны на всех деревьях (индекс консенсуса — 100 %), но нередко это дерево обладает слабым разрешением и содержит многочисленные политомии (мультифуркации). Индекс консенсуса может быть снижен для получения дерева с лучшим разрешением (с меньшим числом и/или более мелкими мультифуркациями). В этом случае полученное дерево называется majority rule consensus tree, и обычно индекс снижают до 50 %, это дерево содержит участки, встречающиеся не менее чем на половине деревьев. На публикуемом majority rule consensus дереве иногда указывают узлы, не распадающиеся и на strict consensus дереве.

Бывает, что значительная часть узлов, присутствующих на отдельных деревьях, не обнаруживается на strict consensus (и majority rule) дереве, последние обладают слабым разрешением, и тогда авторы предпочитают опубликовать в статье одно произвольно выбранное дерево из числа полученных ими максимально экономных деревьев. Вообще, как правило, хорошему разрешению консенсусного дерева и высокой степени поддержки его топологии придается большое значение. Это обычно трактуется как веское свидетельство в пользу соответствующей филогенетической гипотезы, во-первых, и удачного выбора последовательностей и таксономической выборки в данной работе, во-вторых. Некоторые исследователи даже считают публикацию одного из деревьев некорректной. В то же время представление только одного из максимально экономных деревьев можно встретить в статьях самых авторитетных авторов (напр., Johnson, Soltis, Soltis, 1999; Reeves, Chase et al., 2001, и др.). Кроме того, такие специалисты в области молекулярной эволюции как M. Nei и S. Kumar (2000), связывают целесообразность построения консенсусного дерева лишь с невозможностью опубликовать все полученные деревья.

Построение консенсусных деревьев также используется в ходе определения некоторых индексов, в процедурах, связанных с ресэмплингом (см. ниже).

Способы оценки статистической достоверности филогенетических деревьев

Статистическая методология тестирования филогенетических реконструкций недостаточно разработана (Li, 1997). Проблема очень сложная, в том числе из-за того, что число возможных альтернативных деревьев велико даже при умеренном числе изучаемых таксонов. Поэтому большинство наиболее употребительных статистических тестов являются эвристическими. Оценка статистической достоверности (поддержки — support) или прочности (robustness) деревьев включает в себя оценку общей топологии дерева и отдельных его сегментов — узлов, клад, ветвей.

Общую топологию дерева обычно оценивают как соответствие дерева исходным данным с помощью индексов соответствия CI (consistency index; в математической статистике consistency переводится как состоятельность) и RI (retention index, индекс удерживаемости). Степень поддержки отдельных сегментов оценивают, определяя значения индексов бутстрепа (bootstrap), джекнайфа (jackknife), индекса Бремера (decay index, индекс распадения). Значения индексов для соответствующих отдельных ветвей или узлов часто указывают прямо на дереве. Специальные компьютерные программы используются для определения значений всех индексов.

Индексы CI и RI. Так как поиск максимально экономных деревьев происходит только на основе информативных позиций, важно, чтобы их было много. Но когда степень гомоплазии велика, деревья могут не быть достоверными, даже если таких позиций много, т. е. степень достоверности деревьев зависит от структуры исходных данных. Поэтому в качестве показателей степени гомоплазии в рассматриваемых последовательностях были использованы индексы CI (Kluge, Farris, 1969) и RI (Farris, 1989), предложенные ранее в кладистическом анализе как стандарты для сопоставления гомоплазии при различных исследованиях. Оба этих индекса характеризуют степень гомоплазии (хотя несколько по-разному) и относительно легко вычисляются.

В молекулярной систематике при расчете CI сначала определяется число нуклеотидных замен в матрице данных с учетом множественных замен в сайте (m), затем оно делится на минимальное число шагов (нуклеотидных замен), необходимых для построения максимально экономных деревьев (s):

$$\mathrm{CI} = m/s.$$

В статье K. Bremer (1988) наглядно изображено, как строятся деревья на основе молекулярных данных и приведен пример расчета индекса CI. Предположим, что матрица данных содержит 100 вариабельных позиций, при этом в 20 позициях встречаются не два, а три типа нуклеотидов, следовательно, всего 120 замен. Если распределение этих замен у таксонов таково, что окажется возможным построить деревья с минимальным количеством шагов, равным 120, то CI будет равен 1, т. е. дерево обладает хорошей поддержкой. Но если дерево с минимальным количеством шагов нельзя построить без того, чтобы допустить, что в каких-то позициях одна и та же замена возникала не один раз (параллелизмы) или были обратные мутации, то количество шагов окажется больше, и CI будет меньше 1. Чем меньше CI, тем больше гомоплазий, тем меньше поддержка дерева.

Была показана обратная зависимость между индексом CI и числом исследуемых таксонов (Sanderson, Donoghue, 1989). В этой работе для выяснения характера корреляции CI с числом таксонов были проанализированы результаты 60 кладистических исследований на разных организмах и признаках. Была составлена таблица и построены графики, к которым нередко обращаются авторы молекулярно-систематических исследований с целью точнее оценить уровень гомоплазий в полученных ими наборах данных (в этой работе было также показано, что характер данной корреляции примерно одинаков при анализе морфологических и молекулярных признаков).

Индекс RI выражает долю сходных признаков на дереве, интерпретируемых как синапоморфии, или, другими словами, степень, с которой сходства, присутствующие в данных, могут сохраняться (удерживаться) как гомология на деревьях (Farris, 1989). RI вычисляется по формуле

$$RI = (g - s)/(g - m),$$

где s и m — те же, что и при вычислении CI , а g — наибольшее число шагов, которое может потребоваться для построения любого минимального дерева по имеющимся данным. Как и в случае CI, значение RI тем больше, чем меньше гомоплазий.

Эти индексы можно определить не только для целой матрицы, но и отдельно для инделей, для транзиций или трансверсий, для первой, второй или третьей позиций кодона и т. п. Если, например, значения CI для всех позиций кодонов примерно равны, это означает, что нет смысла производить дифференциальное взвешивание. Для позиции, наименее информативной для построения самого короткого дерева, RI = 0.

Индексы CI и RI рассчитывают как для всех вариабельных позиций (т. е. включая аутоапоморфные), так и только для информативных, это обычно указывается.

Еще один часто используемый индекс — RC (rescaled consistency index) представляет собой произведение двух вышеописанных индексов, $RC = CI \cdot RI$, он рассчитывается только для информативных позиций, и, как и индекс RI, характеризует степень удерживания в деревьях сходства, наличествующего в исходных данных.

Существует еще индекс гомоплазии HI, выражающийся разницей между единицей и CI ($HI = 1 - CI$), иногда применяемый в систематике при анализе морфологических признаков. Резонное возражение против использования этого индекса заключается в том, что он достигает максимального значения, когда гомоплазии нет (хотя называется индексом гомоплазии), что может вводить в заблуждение (Farris, 1989). Тем не менее иногда его можно встретить в работах по молекулярной систематике.

Индексы бутстрепа и джекнайфа представляют собой статистическую оценку того, какая часть исходных данных поддерживает тот или иной сегмент топологии дерева (Felsenstein, 1985). Они оба основаны на анализе повторных наборов данных — ресэмплинге (resampling). Методы ресэмплинга создают повторные наборы данных, чтобы эмпирическим путем получить вариабельность оценок, произведенных методом филогенетической реконструкции.

Метод бутстрепа состоит в том, что некие случайно выбранные позиции (например, 10 из 200 имеющихся) отбрасываются и заменяются таким же количеством других позиций, случайно взятых из того же рассматриваемого набора последовательностей. Далее по новому набору строится дерево. Такая процедура, которую называют репликой бутстрепа, повторяется много раз: 100, 1000 и более. Значения бутстрепа для внутренних ветвей консенсусного дерева (построенного по деревьям для всех реплик) означают, в какой доле деревьев присутствует соответствующая клада, точнее, в какой доле деревьев объединяемая на консенсусном дереве группа видов является монофилетической. Поскольку этот метод статистический, есть целый ряд ограничений и условий, при которых он выполняется строго. Так, позиций должно быть несколько тысяч, результат зависит от количества неинформативных позиций, позиции (данные) должны быть независимы, длины ветвей дерева не должны сильно различаться, данные должны представлять случайную выборку из всего набора и т. д. Все эти условия практически никогда не выполняются при работе с последовательностями, и метод бутстрепа много раз подвергался критике и обсуждению (Hillis, Bull, 1993; Sanderson, 1995 и др.).

Однако этот метод остается самым широко применяемым в молекулярной систематике. Обычно поддержка бутстрепом в 100—85 % оценивается как сильная, 84—70 % — как средняя или слабая. На изображениях деревьев обычно указывают значения индекса бутстрепа только для тех ветвей, где они выше 50 %. Иногда оценивают как сильную только поддержку выше 95 %. На практике, при компьютерном моделировании, бывает, что заведомо ложная топология получает высокую бутстреп-поддержку, а «правильная» топология поддерживается плохо. Впрочем, теоретические исследования и моделирование показали, что техника бутстрепа нередко занижает оценку уровня достоверности филогенетической гипотезы, и степень недооценки увеличивается с увеличением числа конкурирующих деревьев (см. Li, 1997).

Другой метод, где используется процедура реплик, — джекнайф. Он сходен с методом бутстрепа, но здесь часть позиций не заменяется другими, а отбрасывается, и дерево в каждой реплике строится по оставшимся позициям. Выражение и уровни значений индекса джекнайфа такие же, как индекса бутстрепа. Некоторые авторы считают, что этот метод имеет преимущества перед бутстрепом при анализе больших матриц данных (Källersjö et al., 1998; Freudenstein et al., 2004).

Достоинство этих методов (бутстрепа и джекнайфа) видят в том, что здесь не сказываются допущения, принятые в методах и моделях, использованных для построения дерева — противоречия, содержащиеся в информации, полученной по разным позициям, оцениваются эмпирически; в то же время, оценки, полученные этими методами, не свободны от ошибок в случае отсутствия независимости замен в разных позициях (Felsenstein, 1988).

Индекс Бремера. Для оценки прочности клад был также предложен индекс DI (его называют decay index или Bremer Support index или Bremer index). Как уже говорилось, число шагов, необходимых для построения дерева, — это число нуклеотидных замен, требующихся, чтобы объяснить формирование всех последовательностей в данной группе. Чем больше будет этих замен (шагов) для того же набора данных, тем больше число возможных деревьев. При этом разрешение деревьев с каждым шагом будет падать, клады будут распадаться (это наглядно изображено в статье Bremer, 1988).

Для определения значения индекса DI, после того как строятся максимально экономные деревья (и определяется минимальное число необходимых для этого шагов), все эти деревья используются для поиска (с помощью компьютерных программ) деревьев, на n шагов менее экономных, и на каждом этапе строится strict consensus дерево. Все strict consensus деревья сравниваются, и определяется, на каком шаге распалась, исчезла (collapsed) та или иная ветвь (монофилетичная клада). Это и будет значение DI индекса — чем оно больше, тем прочнее ветвь. DI, равный 1, указывает, что ветвь присутствует во всех максимально экономных деревьях, но исчезает при максимальной экономии плюс 1 шаг. По мере роста мощности компьютеров n, до которого ведут поиск деревьев, все увеличивается.

В работах 1993—1994 гг. обычно фигурировали DI, равные 2, 3, редко более 5. Так, при исследовании гена *rbc*L однодольных (Duvall et al., 1993) для сильно или среднеподдержанных клад, где бутстреп более 50 %, DI был не менее 2. В работах после 2000 г. можно встретить DI > 30 (например, McDade et al., 2000). В этой статье для оценки прочности клад используются бутстреп и DI, при этом DI > 4 свидетельствует о сильной поддержке клад, DI = 3 и 4 — о средней, DI = 2 и 1 — о слабой. Конечно, это зависит и от величины матрицы (длины последовательностей и числа таксонов). Считается, что, хотя индекс бутстрепа коррелирует с decay индексом, но корреляция не монотонная. Бутстреп и decay индексы сложно применять при исследовании таксонов ранга порядков из-за большого размера матрицы и длительности компьютерных вычислений.

Необходимо обратить внимание на то, что не для всех индексов существуют единые обозначения. Так, индекс бутстрепа обозначают BP, bs, P_b, BS, иногда просто цифрой с процентом. Обозначение BS иногда употребляют и для decay индекса Бремера (BS — Bremer Support), чаще — DI, а иногда — d. Напомним, что это всегда целое число, иногда перед ним ставят знак плюс (+).

Апостериорные вероятности (P_T). Статистический показатель, называемый апостериорной вероятностью и также характеризующий поддержку ветвей дерева, вычисляется при использовании алгоритмов, применяемых в байесовском подходе. Соответствующие значения, выражаемые числом меньше единицы (например, 0.85), иногда указываются на деревьях целыми числами (в данном случае 85), чтобы было легче сравнивать со значениями бутстрепа и джекнайфа для соответствующих ветвей. О соотношениях и предпочтительности тех или других показателей в том или другом случае еще трудно сказать что-либо определенное, так как результаты разных исследований (в том числе компьютерного моделирования) пока весьма противоречивы (см.: Archibald et al., 2003; Simmons et al., 2004; статьи в журнале Systematic Biology. 2002. Vol. 51. N 5).

Комбинирование данных по разным последовательностям

К настоящему времени стало ясно, что в подавляющем большинстве случаев недостаточно исследовать один ген или участок ДНК, чтобы получить достоверную оценку филогенетических отношений. Часто бывает, что деревья, построенные для одной и той же группы таксонов по разным участкам ДНК, различаются деталями их топологии (частично конгруэнтны). Например, одна или несколько клад, обладающих хорошей поддержкой на одном дереве, отсутствуют или слабо поддержаны на другом. Были сделаны попытки объединить матрицы данных в одну, и оказалось, что нередко эти деревья обладают лучшим разрешением, чем деревья, построенные по отдельным участкам (Soltis et al., 1998). К тому же клады, присутствующие на отдельных деревьях, зачастую обладают более высокой поддержкой на комбинированных. Это неудивительно, так как в последнем случае анализируется большее число информативных признаков. Кроме того, исследователи стараются ся по возможности комбинировать участки ядерной и цитоплазматической ДНК, что позволяет получить более объективную оценку филогенетических отношений.

При комбинировании разных последовательностей объединяют только те их участки, которые были успешно выровнены. Их присоединяют «голова к хвосту» (concatenated) и называют также combined или (реже) spliced (сплайсинг в молекулярной биологии — соединение двух независимо транскрибированных участков одного гена). Комбинированный анализ более корректен, когда есть данные по последовательностям всех исследованных генов для всех взятых таксонов. Иногда это условие не соблюдается, например, у одного вида какого-либо рода определена последовательность одного участка ДНК, а у других — другие из числа комбинируемых. В этом случае было предложено объединить данные, сформировать так называемый «конгломератный» (conglomerate или composite) таксон (GPWG, 2001). При этом желательно предварительно убедиться, что члены «конгломератного» таксона составляют монофилетичную группу по исследуемым признакам. Специальный анализ, проведенный в ряде работ, показал, что использование таких «конгломератных» таксонов не сильно влияет на топологию дерева (по сравнению с использованием только полных данных), т. е. при необходимости их можно применять (Li et al., 2004).

Во многих работах перед тем как строить деревья по комбинированным данным, не только смотрят на глаз, как согласуются топологии деревьев, построенных по отдельным наборам данных, но и определяют уровень конгруэнтности этих наборов. Для этого разработано несколько специальных тестов и проведено их сравнение (см.: Cunningham, 1997; Lutzoni, Vilgalys, 1997). Чаще других используется тест попарного сравнения матриц ILD (Incongruence Length Difference), или, как его также называют, partition homogeneity test (Farris et al., 1994). Этот тест — вариант бутстрепа, когда признаки разделяются и перемешиваются случайным образом, и тестируется нуль-гипотеза, согласно которой данное членение (partition) наборов данных (например, гена и спейсера) представляет собой случайное разделение данных. Если сумма длин деревьев для перемешанных данных больше, чем сумма для исходных наборов данных, нуль-гипотеза отвергается, наборы значительно отличаются друг от друга, т. е. они неконгруэнтны. Когда членение данных оказывается случайным, наборы данных конгруэнтны. Соответствующий показатель обозначается как P, и, как правило, принимают, что $P < 0.01$ свидетельствует о неконгруэнтности наборов (хотя величина порогового значения P окончательно не установлена, и оно может быть иным, например $P < 0.05$). Меняя состав матрицы, удаляя те или иные таксоны, можно определить группу, для которой наборы будут конгруэнтны. В то же время есть свидетельства, что, если комбинируемые матрицы сильно различаются в размерах (по числу таксонов и/или признаков), тест ILD может быть неэффективным (Dowton, Austin, 2002).

Во многих работах, анализирующих комбинирование нескольких (немногих) последовательностей, сначала строят (и помещают в статьи) деревья, построенные по отдельным последовательностям, а затем — по их комбинации (например, Reeves et al., 2000), часто после того, как определяют уровень конгруэнтности наборов данных (например, Mast, 1998; Arias et al., 2003). Иногда ни того ни другого не делают, и просто объединяют данные по нескольким последовательностям в одну матрицу и строят деревья (возможно, из-за ограниченных компьютерных возможностей). Хотя при этом нередко и достигается лучшее разрешение деревьев (чем при построении по отдельным последовательностям), оно не обязательно будет лучшей филогенетической реконструкцией из-за смешения различных генных историй. Кроме того, такой способ дает меньше материала для дальнейшего таксономического анализа, чем анализ разных последовательностей по отдельности, т. е. получаемая при этом общая картина должна трактоваться как сугубо предварительная (особенно когда число последовательностей мало). Таким образом, если филогенетическая гипотеза подтверждается при анализе каждой из нескольких последовательностей, она обладает бо́льшим весом, чем если она подтверждается только при комбинировании этих последовательностей. Это нужно иметь в виду.

О выборе таксонов

Проблеме зависимости филогенетических построений от таксономических выборок в последние годы уделяется специальное внимание (серия специальных статей опубликована в журнале Systematic Biology. 1998. Vol. 47. N 1). В кратком виде она формулируется так (Bremer et al., 1999): что лучше добавлять — таксоны или признаки (в нашем случае — гены, последовательности). К единому мнению пока прийти не удалось.

Многие авторы считают, что в молекулярной филогенетике, в особенности при использовании метода максимальной экономии, желательно исследовать столь много таксонов, сколь возможно, и неполнота выборки — один из главных источников ошибок при реконструкции филогений (Soltis et al., 1999; Qiu et al., 2000). Увеличение выборки увеличивает количество филогенетической информации, содержащейся в последовательностях. Во-первых, можно идентифицировать больше филогенетически информативных признаков (многие из них при меньшем числе таксонов будут аутоапоморфными, т. е. присутствовать у одного таксона). Во-вторых, можно распознать большее число гомоплазий. Таким образом, увеличение выборки повышает эффективность метода максимальной экономии. Как уже говорилось выше, оно особенно эффективно для разбивки «длинных ветвей». Тем не менее, оно имеет и слабое место. Увеличение выборки уменьшает межузловые расстояния, парадоксальным образом понижая разрешение отношений близкородственных таксонов, снижая поддержку некоторых клад. В этом случае еще более необходимо дифференциальное взвешивание признаков, так как, когда на каждой внутренней ветви много замен, оно помогает определить наиболее вероятную модель замен. При большом размере выборки стоит избегать включения «случайных» таксонов, так как это может скорее отрицательно, чем положительно, повлиять на результат.

Специально проведенные исследования, включающие моделирование, привели одних авторов к выводу, что анализ более длинных последовательностей в большей мере повышает «точность филогений», чем увеличение числа таксонов (Rosenberg, Kumar, 2001), а других — к противоположным (Rydin, Källersjö, 2002). При этом авторы последней работы особо отмечают высокую вероятность ложных выводов в случае, когда недостаточная выборка анализируется при изучении базальных групп. Наглядным и любопытным подтверждением этого могут служить работы, посвященные положению рода *Amborella* среди покрытосеменных. Ряд работ, в том числе анализ трех генов у 567 таксонов (Soltis et al., 2000), показал, что этот род занимает наиболее базальное положение, он является сестринским по отношению ко всем другим покрытосеменным. Анализ данных по последовательностям 61 хлоропластного гена у 13 таксонов (Goremykin et al., 2003) оспорил этот результат. Однако было показано (Degtjareva et al., 2004), что если взять те же 3 гена, что и в работе Soltis et al., 2000, и те же 13 таксонов, что в работе Goremykin et al., 2003, то получается такой же результат, что и в работе Goremykin et al., 2003. Однако если при этом взять вместо трех злаков, представляющих однодольные в работе Goremykin et al. (2003), три таксона однодольных, предположительно занимающих более базальное положение, то получится результат, как в работе Soltis et al. (2000). Вопрос о положении *Amborella* вряд ли можно считать решенным, но влияние размера (и состава) выборки демонстрируется этими работами наглядно.

О нежелательности неравновесной выборки уже говорилось выше. Неравномерность выборки, когда, например, один род представлен многими видами, а другой — отдельными представителями, может дать неверную информацию о дивергенции последовательностей в изучаемой группе и сильно повлиять на топологию дерева (Albert et al., 1993). Применение адекватных выборок таксонов, иногда именуемое «таксонной плотностью» (taxon density) — одно из средств уменьшения потенциальной неточности оценки сходства, но определить, когда именно число таксонов, взятых для исследования, является достаточным, можно только a posteriori. В то же время, когда таксонов очень много, резко увеличивается потребность в компьютерном времени, и есть вероятность достичь только субоптимальных филогенетических решений (т. е. ложных топологий), так как сложнее оценить, является ли дерево действительно самым экономным. Проблема легче решается на низких и средних таксономических уровнях, чем на высших.

Особо ответственным является выбор внешней группы (outgroup), относительно последовательностей которой рассматриваются в первую очередь изменения в каждом сайте последовательностей основной исследуемой группы (ingroup). Таксоны внешней группы должны быть достаточно близкими к основной группе, чтобы последовательности тех и других можно было выровнять, но все же настолько удаленными, чтобы их последовательности не оказались более сходными с последовательностями какого-либо таксона из основной группы, чем последовательности этих таксонов между собой. Внешняя группа должна образовать кладу, сестринскую относительно всех остальных таксонов. Кроме того, при использовании любого из членов внешней группы или их комбинаций топология дерева, построенного на основе данных по всем изучаемым таксонам, не должна меняться. Как правило, при анализе видов какого-либо рода внешней группой берутся члены близкого рода или родов, при анализе подсемейства — члены другого подсемейства и т. п. Если речь идет о крупных таксонах, стараются, чтобы во внешней группе были представлены предположительно разные филетические линии и рано дивергировавшие таксоны. Среди таксонов внешней группы иногда выделяют «ближайший» (immediate). Ясно, что выбор внешней группы далеко не всегда может быть выполнен a priori, исходя из имеющихся не-молекулярных данных, особенно когда речь идет об изучении базальных и/или изолированных таксонов. Например, для изучения отношений 18 видов в роде *Isoëtes* в качестве внешней группы были взяты 12 видов из 4 родов 2 других семейств *Lycopsida* (Rydin, Wikström, 2002). Однако оказалось, что в этой группе данный ген (*rbc*L) эволюционирует быстрее, чем в роде *Isoëtes*, т. е. выбор внешней группы (и гена) оказался малоудачным. Но и когда кажется, что выбор кандидатов в состав внешней группы несложен, убедиться в правильности сделанного выбора можно только после анализа последовательностей (и то не всегда!). Когда таксоны внешней группы особенно трудно выбрать a priori, выбор можно уточнить, подставляя их последовательности поочередно (по одному или группами) в матрицу, строя по ним деревья и сравнивая полученное разрешение (см., например, Smith et al., 1993).

К проблеме выбора таксонов примыкает проблема использования неполных данных (sequences with missing data). Как уже говорилось в соответствующих разделах, не всегда удается последовательности полностью амплифицировать, полностью секвенировать, выровнять, так что иногда значительная часть попадает в missing data. Специальные исследования показали, что включение таких последовательностей в матрицу все же иногда дает благоприятный эффект, но его нужно осуществлять с осторожностью, их доля должна быть относительно невелика (Wiens, 1998; 2003).

О выборе последовательностей

Главные требования к участкам ДНК, используемым для молекулярно-систематического исследования, — чтобы они содержали достаточно информативных позиций, были представлены одной копией в геноме (особенно это касается ядерных ДНК, где многие гены представлены множественными копиями; в хлоропластных ДНК некоторые гены представлены 2 раза) и легко амплифицировались, секвенировались, выравнивались. Основная задача в любой конкретной работе — выбрать для анализа такую последовательность, чтобы скорость накопления замен в ней соответствовала поставленной таксономической проблеме (таксономическому уровню). На первых порах главным ограничивающим фактором здесь был небольшой выбор амплифицирующих и секвенирующих праймеров (и соответственно отсутствие адекватных сведений о структуре последовательностей тех или иных генов). Ситуация быстро улучшается, хотя еще далека от желаемой. Большое количество уже полученных данных позволяет сопоставить скорость мутаций разных генов и их участков, примерно оценить их пригодность для работы на том или ином таксономическом уровне, в том числе и с помощью специального показателя g_1.

Показатель g_1. Как уже неоднократно упоминалось выше, в каждом наборе данных есть некоторое количество потенциально информативных признаков. Их совокупность обозначают как «филогенетический сигнал» (иногда его также называют «историческим»), в отличие от тех, которые не дают информации («шум»). Для оценки их соотношения был предложен (Hillis, 1991, цит. по: Huelsenbeck, 1991) показатель g_1 (statistic g_1), характеризующий асимметричность распределения длин полученных деревьев. Как показали результаты компьютерного моделирования, когда распределение смещено влево, т. е. преобладают более короткие деревья, это свидетельствует о неслучайном характере анализируемых различий (Huelsenbeck, 1991). В этом случае g_1 выражается отрицательным числом, и чем больше его абсолютная величина, тем больше филогенетический сигнал, содержащийся в данных (Hillis, Huelsenbeck, 1992). Он позволяет оценить полезность данного участка ДНК для филогенетических реконструкций. Кроме того, удаляя те или иные таксоны из исследуемой выборки и вновь определяя g_1, можно выявить таксоны, вносящие существенный вклад в филогенетический сигнал (см., например, Saar et al., 2003).

В то же время начинать работать по какой-либо группе с новым (ранее для нее не исследованным) участком ДНК всегда шаг в неизвестное. Закономерности и свойства, показанные для какого-то участка ДНК у членов одного, например, семейства растений, могут не выявиться у другого, и это может сказаться как на этапе амплификации, секвенирования, выравнивания (об этом шла речь в первой части статьи — Шнеер, 2005), так и на конечном результате.

Рассмотрение большого количества накопленных в последние годы данных позволило также судить о функциональных ограничениях, действующих в ходе эволюции разных типов молекул ДНК. Это привело к выводу о том, что сила «филогенетического сигнала», как правило, наибольшая в некодирующих последовательностях, затем следуют белоккодирующие последовательности, и наименьшая она у генов рибосомной РНК. Следует заметить, что в конкретных случаях такая зависимость наблюдается не всегда — например, при изучении таксонов пор. *Magnoliales* (Sauquet et al., 2003) было обнаружено, что кодирующие участки генов *ndh*F и *mat*K у них более вариабельны, чем использованные в работе некодирующие участки (за исключением вариабельности по длине). Кроме того, ситуация с белок-кодирующими последовательностями зависит от того, какие положения кодона учитываются. Анализ этих участков (и построение деревьев) иногда проводят отдельно по первым-вторым позициям, по третьим (несущим много синонимичных замен) и по всем позициям. В то же время разные гены могут быть различны в этом отношении. Так, в гене *mat*K скорость нуклеотидных замещений почти одинакова во всех положениях кодона, и уровень синонимичных замен в нем весьма низок (Hilu et al., 2003), чем он отличается от многих других кодирующих последовательностей, использовавшихся для филогенетических реконструкций.

Особенности эволюции кодирующих последовательностей отличаются от таковых у некодирующих (интронов и спейсеров). Для последних характерно наличие внутренних не-независимых структур, и, возможно, уникальных серий эволюционных ограничений, действующих не только на уровне отдельных некодирующих последовательностей, но даже некоторых их участков (см. Kelchner, 2000). Методология, разработанная для кодирующих последовательностей (включающая соответствующие оценки факторов, ограничивающих их эволюцию, показатели отношения транзиции/трансверсии, вероятности мутаций), не всегда подходит при анализе некодирующих участков. Так, некодирующие участки имеют более высокое содержание A/T, что делает некорректными допущения, принятые, например, в моделях Jukes, Cantor и Kimura (см. выше), которые предполагают равную частоту (25 %) для всех нуклеотидов в последовательностях и, исходя из этого, выводят вероятности мутаций. Таким образом, несмотря на большой интерес к некодирующим участкам в современной молекулярной филогенетике, способы обработки таких данных еще нуждаются в усовершенствовании.

К настоящему времени среди исследуемых последовательностей ДНК растений преобладают хлоропластные. Чаще (и ранее) других использовался для филогенетических исследований ген большой субъединицы рибулозодифосфаткарбоксилазы (*rbc*L, длина более 1400 пн). На этих результатах были основаны новые, широко обсуждавшиеся гипотезы (особенно касающиеся отношений основных групп растений, в частности покрытосеменных), обзор и критика некоторых из них подробно даны в книге А. С. Антонова (2000). Используются также гены *trn* (транспортной РНК), гены *rps* (белков малой рибосомной субъединицы), гены *rpl* (белков большой рибосомной субъединицы), белков, участвующих в фотосинтетических реакциях (гены *psa*, *psb*, *pet*), аденозинтрифосфат синтетазы (гены *atp*), никотинамиддегидрогеназы (гены *ndh*). В хлоропластах есть по нескольку типов всех этих генов. Перечень известных хлоропластных генов и некоторые сведения о них можно найти в обзоре М. С. Одинцовой и Н. П. Юриной (2003). В последние годы много работ выполнено на гене *mat*K (фермента матуразы), располагающемся внутри интрона гена *trn*K (рис. 4, *а*). У некоторых генов наибольший интерес для филогенетики представляют интроны — у генов *trn*, у гена *rpo*C — субъединицы РНК-полимеразы (хотя последний присутствует не у всех растений, так у однодольных он не обнаружен) и ряда других. В последние годы активно исследуются и хлоропластные межгенные спейсеры, например *atp*B—*rbc*L спейсер.

Но большая часть наследственной информации содержится все же в ядерном геноме. Кроме того, наследование хлоропластной ДНК у большинства растений происходит унипарентально, т. е. при исследовании близких видов выявляемая на

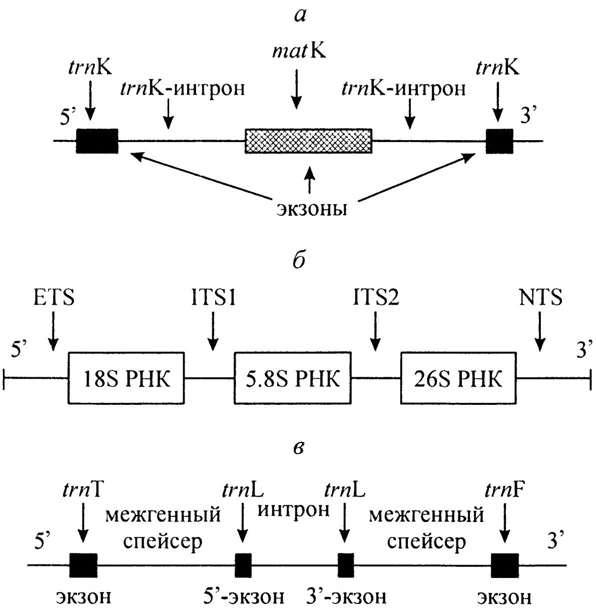


Рис. 4. Строение и взаиморасположение некоторых участков ДНК, часто используемых в молекулярной филогенетике растений.

а — ген *mat*K, находящийся внутри интрона гена *trn*K — транспортной РНК лизина; экзоны — участки генов, транскрибируемые в РНК, используемую для синтеза белка; *б* — повторяющаяся единица генов рРНК растений; ETS — внешний транскрибируемый спейсер; ITS1 и ITS2 — внутренние транскрибируемые спейсеры; NTS — нетранскрибируемый межгенный спейсер; *в* — участок генов трех транспортных РНК с тремя некодирующими районами.

основе данного участка филогения может отличаться от филогении таксонов. Поэтому в таких случаях (и в микросистематике) гипотезы, основанные лишь на хлоропластных ДНК, часто вызывали сомнения, подвергались критике, и шел поиск подходящих ядерных последовательностей.

Прежде других привлекли к себе внимание гены рибосомных РНК. Ядерные рРНК гены организованы длинными тандемными повторами (рис. 4, *б*). Каждый повтор содержит один транскрибируемый район, включающий три гена — 18S, 5.8S и 26S рРНК, два маленьких внутренних транскрибируемых спейсера (ITS1 и ITS2, internal transcribed spacer), один большой внешний транскрибируемый спейсер (ETS, external transcribed spacer) и нетранскрибируемый межгенный спейсер (NTS, non-transcribed spacer). Ранее и чаще других стал исследоваться ген 18S рибосомной РНК (см. обзор: Soltis et al., 1999), с его помощью пытались проверить важные результаты, полученные с хлоропластным геном *rbc*L. Однако хотя по длине ген 18S рРНК (около 1800 пн) превышает ген *rbc*L, число информативных позиций в нем (15—18 % от всех) почти в полтора раза меньше. Теперь большие надежды связывают с геном 26S или LSU (large subunit — большая субъединица) рРНК (Kuzoff et al., 1998; Chandler, Plunkett, 2004). Этот ген (длиной около 3400 пн) содержит в 3 раза больше потенциально информативных позиций и эволюционирует в 1.5—2 раза быстрее, чем 18S рРНК. Интересной и важной особенностью этого гена является то, что он содержит как консервативные участки (так называемые core regions), так и различающиеся по длине у разных растений более вариабельные участки (так называемые expansion segments, эволюционирующие в 6—10 раз быстрее, чем core regions). Наличие консервативных участков облегчает выравнивание.

Последовательности ITS1 и ITS2 длиной около 300 пн каждая у покрытосеменных (у голосеменных они могут быть гораздо длиннее) оказались полезными для исследований отношений близкородственных таксонов (уровня семейства и ниже), так как они эволюционируют быстрее, чем фланкирующие их (находящиеся по бокам от них) кодирующие районы. К 2003 г. последовательности ITS секвенированы уже у более чем 5000 таксонов (Nickrent et al., 2004). Но на низших таксономических уровнях вариабельность этих участков иногда оказывается слишком низкой. В последние годы начали активно исследовать участок ETS, длина которого у большинства изученных таксонов (которых еще немного) составляет 700—2100 пн, и он достаточно вариабелен, т. е. потенциально хорош для исследований близкородственных таксонов (Saar et al., 2003).

Есть работы, в которых сравниваются последовательности ферментов, кодируемых ядерными генами (*adc* — аргинин-декарбоксилаза, *adh* — алкоголь-дегидрогеназа, *gap*A и *gap*C — глицеральдегидфосфат-дегидрогеназа, *rbc*S — малая субъединица рибулозодифосфаткарбоксилазы и некоторые другие), но их число еще невелико, так как предварительно необходимо убедиться, что они являются ортологичными, т. е. не произошли в результате дупликации генов и их дальнейшей дивергенции.

У растений есть митохондриальные гены, в силу ряда особенностей (см. Антонов, 2000) они (например, *atp*1, *mat*R) редко используются в молекулярной систематике растений самостоятельно, хотя последовательности митохондриальной ДНК все чаще включаются в состав комбинированных матриц (Qui et al., 2000; Bowe et al., 2000; Anderberg et al., 2002).

В последние годы наблюдается естественное стремление авторов исследовать гены из разных компартментов клетки (ядра, хлоропластов, митохондрий) у изучаемой группы (Sauquet et al., 2003; Li et al., 2004).

Наибольший интерес для исследователей представляют участки ДНК, которые можно сравнивать у широкого круга объектов. Хотя встречаются ситуации, когда некоторые участки оказываются полезными при изучении отдельных таксонов. Так, ядерный ген *Chs* — халкон-синтазы (фермента, участвующего в биосинтезе флавоноидов) — у большинства исследованных растений имеется во многих копиях, но у таксонов сем. *Brassicaceae* этот ген имеет только одну копию, и он с успехом был использован (Koch et al., 2001) для филогенетического анализа этого семейства.

Для анализа отношений таксонов крупного ранга (например, основных групп покрытосеменных, а также порядков или групп семейств) с успехом были использованы гены *rbc*L, *atp*B, 18S рРНК, 26S рРНК (см.: APG, 2003; Soltis et al., 2003), *mat*K (Hilu et al., 2003).

Для исследования таксонов в пределах семейства, трибы, группы родов или видов крупного рода чаще других анализировали ITS, ETS, спейсеры *trn*L—*trn*F, *trn*T—*trn*L, *atp*B—*rbc*L, интроны *rps*16, *rpl*16, *rpo*C1. Интрон *trn*L (рис. 4, *в*), длиной 350—600 пн, секвенирован уже у более чем 7000 таксонов покрытосеменных (Nickrent et al., 2004). Ассортимент участков ДНК, используемых для филогенетических реконструкций, быстро расширяется.

Нередко в работах совместно с молекулярными признаками анализируются немолекулярные — морфологические и другие, на их основе строятся объединенные матрицы данных и деревья, имеются специальные компьютерные программы, позволяющие указывать распределение не-молекулярных признаков на построенных деревьях (см. Hao et al., 2004).

С филогенетическими деревьями, построенными по отдельным последовательностям, и их комбинациям для конкретных групп таксонов можно познакомиться не только на страницах печатных изданий, но и на сайтах Интернета, например Tree of Life (http://tolweb.org/tree/phylogeny.html) и Tree BASE (http:// www.treebase.org/ treebase), для покрытосеменных — http:/www.mobot.org/MOBOT/ research/APweb//, http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime/ (на этом сайте есть также электронные адреса экспертов, владеющих соответствующей информацией по отдельным крупным группам растений, к которым можно обращаться с вопросами) и http://plantsystematics.org/ (см. Soltis, Soltis, 2003).

Заключение

Конкретные геносистематические работы иногда подтверждают существовавшие филогенетические гипотезы, иногда в них выдвигаются новые, нередко совершенно неожиданные. B. L. Turner (1998) полагает, что в случае выявления молекулярными систематиками неожиданных филогенетических отношений основанием для ревизии таксономических признаков в данной группе может стать только подтверждение таких отношений анализом большого числа генов, например, десяти. А. С. Антонов (2000) считает, что обоснованные суждения можно сделать, только если проанализировать не менее 20 генов или участков ДНК разных клеточных компартментов (суммарной длиной около 20 000 пн). По-видимому, могут быть разные ситуации — в одних, если каждая из нескольких (скажем, 3—5) последовательностей ДНК приводит к сходным выводам, это уже заслуживает серьезного внимания. Но во многих случаях, действительно, только анализ большого числа молекулярных признаков (нуклеотидных позиций) позволяет получить удовлетворительное разрешение дерева и увеличить поддержку клад. Особенно это касается изучения базальных групп покрытосеменных, а также тех многочисленных случаев, когда выявляется так называемая «быстрая диверсификация» или «радиация» таксонов (Soltis et al., 2000), обнаруживаемая на всех таксономических уровнях. Для изучения отношений в порядке *Magnoliales*, например, была проанализирована матрица длиной более 14 500 пн (Sauquet et al., 2003), в роде *Gossypium* — более 18 000 пн (Cronn et al., 2002). Однако и в таких случаях не на все вопросы удается получить ответы. Количество генов (последовательностей), проанализированных с целью оценки отношений основных групп семенных растений (голосеменные, покрытосеменные, гнетовые), уже превысило пятнадцать. Список их и обсуждение результатов, полученных разными методами, даны в работе S. Magallón, M. J. Sanderson (2002). Однако все это пока не позволяет сделать однозначный вывод об отношениях этих групп, в особенности это касается вопросов о положении гнетовых и монофилии голосеменных (Magallón, Sanderson, 2002; Soltis, Soltis, 2003).

Конечно, многие работы чаще ставят новые вопросы перед систематиками, чем дают окончательные ответы. Но нельзя не видеть, что новые молекулярные данные оказывают большое влияние на морфологию, анатомию, эмбриологию, генетику и другие области изучения растений (Albach et al., 2001; Endress, 2003; Soltis, Soltis, 2003) и открывают для них новые возможности, в том числе позволяя по-новому взглянуть на эволюцию признаков, что в свою очередь может быть использовано систематиками.

В заключение хочу процитировать авторов, активно работающих в рассматриваемой области, которые утверждают: «Молекулярная филогенетика перешла от эйфорической к постэйфорической стадии и находится на этапе критической оценки методологии, выбора данных, допущений и т. д.» (Crawford, Mort, 2003).

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность К. М. Вальехо-Роман и А. В. Троицкому за консультации, А. В. Родионову и А. А. Оскольскому за советы и замечания по рукописи, а также сотрудникам нашей лаборатории биосистематики и цитологии БИН за полезное обсуждение ряда вопросов. Также благодарю А. С. Антонова и Н. Б. Петрова за предоставленную возможность ознакомиться с рукописью глав из подготовленного ими к печати русского перевода книги W.-H. Li (1997).

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49477).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. С. Основы геносистематики высших растений. М., 2000. 135 с.

Кокс Д., *Хинкли Д.* Теоретическая статистика. М., 1978. 560 с.

Одинцова М. С., *Юрина Н. П.* Геном пластид высших растений и водорослей: структура и функции // Мол. биология. 2003. Т. 37. № 5. С. 189—194.

Шнеер В. С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. I. Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 3—18.

Albach D. C., *Soltis P. S.*, *Soltis D. E.* Patterns of embryological and biochemical evolution in the asterids // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. N 2. P. 242—262.

Albert V. A., *Chase M. W.*, *Mishler B. D.* Character-state weighting for cladistic analysis of protein-coding DNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 752—766.

Anderberg A. A., *Rydin C.*, *Källersjö M.* Phylogenetic relationships in the order *Ericales* s. l.: analysis of molecular data from five genes from the plastid and mitochondrial genomes // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 4. P. 677—687.

APG (The Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. N 4. P. 399—436.

Archibald J. K., *Mort M. E.*, *Crawford D. J.* Bayesian inference of phylogeny: a non-technical primer // Taxon. 2003. Vol. 52. N 2. P. 187—191.

Arias S., *Terrazas T.*, *Cameron K.* Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (*Cactaceae*, *Pachycereae*) based on chloroplast and nuclear DNA sequences // Syst. Bot. 2003. Vol. 28. N 3. P. 547—557.

Bowe L. M., *Coat G.*, *dePamphilis C. W.* Phylogeny of seed plants based on all three plant genomic compartments: extant gymnosperms are monophyletic and *Gnetales* are derived conifers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. N 8. P. 4092—4097.

Bremer B., *Jansen R. K.*, *Oxelman B.* et al. More characters or more taxa for a robust phylogeny — case study from the coffee family (*Rubiaceae*) // Syst. Biol. 1999. Vol. 48. N 3. P. 413—435.

Bremer K. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction // Evolution. 1988. Vol. 42. N 4. P. 795—803.

Cavalli-Sforza L. L., *Edwards A. W. F.* Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Amer. J. Hum. Genet. 1967. Vol. 19. P. 233—257.

Chandler G. T., *Plunkett G. M.* Evolution in *Apiales*: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 144. N 2. P. 123—147.

Crawford D., *Mort M. E.* New trends in plant systematics // Taxon. 2003. Vol. 52. N 1. P. 3—7.

Cronn R. C., *Small R. L.*, *Haselborn T.*, *Wendel J. F.* Rapid diversification of the cotton genus (*Gossypium* : *Malvaceae*) revealed by analysis of sixteen nuclear and chloroplast genes // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 4. P. 707—725.

Cunningham C. W. Can tree incongruence tests predict when data should be combined? // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14. N 4. P. 733—740.

Degtjareva G. V., *Samigullin T. H.*, *Sokoloff D. D.*, *Valiejo-Roman C. M.* Gene sampling versus taxon sampling: is *Amborella* a sister group to all other extant angiosperms? // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 896—907.

Dowton M., *Austin A. D.* Increased congruence does not necessarily indicate increased phylogenetic accuracy — the behavior of the incongruence length difference test in mixed-model analyses // Syst. Biol. 2002. Vol. 51. N 1. P. 19—31.

Duvall M. R., Clegg M. T., Chase M. W. et al. Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from *rbc*L sequence data // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 607—619.

Duvall M. R., Noll J. D., Minn A. H. Phylogenetics of *Paniceae* (*Poaceae*) // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 11. P. 1988—1992.

Edwards A. W. F., Cavalli-Sforza L. L. The reconstruction of evolution // Heredity. 1963. Vol. 18. P. 553.

Endress P. K. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Bot. Rev. 2003. Vol. 68. N 4. P. 545—570.

Farris J. S. The retention index and homoplasy exess // Syst. Zool. 1989. Vol. 38. N 2. P. 406—407.

Farris J. S., Källersjö A. G., Kluge A. G., Bult C. Testing significance of incongruence // Cladistics. 1994. Vol. 10. N 3. P. 315—319.

Felsenstein J. Cases in which parsimony and compatibility methods will be positively misleading // Syst. Zool. 1978. Vol. 27. P. 401—410.

Felsenstein J. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility // Biol. J. Linn. Soc. 1981. Vol. 16. P. 183—196.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783—791.

Felsenstein J. Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability // Annu. Rev. Genet. 1988. Vol. 22. P. 521—565.

Fitch W. M. On the problem of discovering the most parsimonious tree // Amer. Nat. 1977. Vol. 111. P. 223—257.

Fitch W. M. A non-sequential method for constructing trees and hierarchical classification // J. Mol. Evol. 1981. Vol. 18. N 1. P. 30—37.

Freudenstein J. V., Van den Berg C., Goldman D. H. et al. An expanded plastid DNA phylogeny of *Orchidaceae* and analysis of jackknife branch support strategy // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 1. P. 149—157.

Goremykin V. V., Hirsch-Ernst K. I., Wolfl S., Hellwig F. H. Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal angiosperm // Mol. Biol. Evol. 2003. Vol. 20. N 9. P. 1499—1505.

GPWG (Grass Phylogeny Working Group). Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (*Poaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 2001. Vol. 88. N 3. P. 373—457.

Hao G., Yuan J.-M., Hu C.-M. et al. Molecular phylogeny of *Lysimachia* (*Myrsinaceae*) based on chloroplast *trn*L-F and nuclear ribosomal ITS sequences // Mol. Phyl. Evol. 2004. Vol. 31. N 1. P. 323—329.

Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA // J. Mol. Biol. 1985. Vol. 22. P. 160—174.

Hendy M. D., Penny D. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees // Math. Biosci. 1982. Vol. 59. P. 277—290.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana, 1966. 263 p.

Hillis D. M., Bull J. J. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis // Syst. Biol. 1993. Vol. 42. P. 182—192.

Hillis D. M., Huelsenbeck J. P. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses // J. Heredity. 1992. Vol. 83. P. 189—195.

Hilu K. W., Borsch T., Müller K. et al. Angiosperm phylogeny based on *mat*K sequence information // Amer. J. Bot. 2003 Vol. 90. N 12. P. 758—1776.

Huelsenbeck J. P. Tree-length distribution skewness: an indicator of phylogenetic information // Syst. Zool. 1991. Vol. 40. N 3. P. 257—270.

Huelsenbeck J. P., Larger B., Miller R. F., Ronquist F. Potential application and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny // Syst. Biol. 2002 Vol. 51. N 5. P. 673—688.

Huelsenbeck J. P., Ronquist F. R. MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. N 9. P. 754—755.

Johnson L. A., Soltis D. E., Soltis P. S. Phylogenetic relationships of *Polemoniaceae* inferred from 18S ribosomal DNA sequences // Plant Syst. Evol. 1999. Vol. 214. N 1—4. P. 65—89.

Källersjö M., Farris J. S., Chase M. W. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbc*L DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants and flowering plants // Plant Syst. Evol. 1998. Vol. 213. N 2. P. 259—287.

Kelchner S. A. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics // Ann. Missouri Bot. Gard. 2000. Vol. 87. N 4. P. 482—498.

Kim J. Improving the accuracy of phylogenetic estimation by combining different methods // Syst. Biol. 1993. Vol. 42. P. 331—341.

Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Biol. 1980. Vol. 16. N 2 P. 111—120.

Kluge A., Farris J. Quantitative phyletics and the evolution of anurans // Syst. Zool. 1969. Vol. 18. N 1. P. 1—32.

Koch M., Haubold B., Mitchell-Olds T. Molecular systematics of the *Brassicaceae* evidence from coding plastidic *mat*K and nuclear *Chs* sequences // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 3. P. 534—544.

Kuzoff R. K., Sweere J. A., Soltis D. E. et al. The phylogenetic potential of entire 26S rDNA sequences in plants // Mol. Biol. Evol. 1998. Vol. 15. N 3. P. 251—263.

Li R.-Q., Chen L.-D., Lu A.-M. et al. Phylogenetic relationships in *Fagales* based on DNA sequences from three genomes // Int. J. Plant Sci. 2004. Vol. 65. N 2. P. 311—324.

Li W.-H. Molecular evolution. Sunderland, MA., 1997. 487 p.

Lutzoni E., Vilgalys R. Integration of morphological and molecular data sets in estimating fungal phylogenies // Can. J. Bot. 1997. Vol. 73. P. 649—659.

Maddison D. R. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees // Syst. Zool. 1991. Vol. 44. N 3. P. 315—328.

Magallón S., Sanderson M. J. Relationships among seed plants inferred from highly conserved genes: sorting conflicting phylogenetic signals among ancient lineages // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 12. P. 1859—1866.

Mast A. R. Molecular systematics of subtribe *Banksiinae* (*Banksia* and *Dryandra*: *Proteaceae*) based on cpDNA and nrDNA sequence data: implications for taxonomy and biogeography // Austral. J. Bot. 1998. Vol. 11. N 3, 4. P. 321—342.

McDade L. A., Daniel T. F., Masta S. E. et al. Phylogenetic relationships within the tribe *Justiceae* (*Acanthaceae*): evidence from molecular sequences, morphology and cytology // Ann. Missouri Bot. Gard. 2000. Vol. 87. N 4. P. 435—457.

Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press. 2000. 333 p.

Nickrent D. L., Garcia M. A., Martin M. P. et al. A phylogeny of all species of *Arceuthobium* (*Viscaceae*) using nuclear and chloroplast DNA sequences // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 1. P. 125—138.

Olmstead R. G., Palmer J. D. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 9. P. 1205—1224.

Penny D., Hendy M. D., Henderson J. M. Reliability of evolutionary trees // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1987. Vol. 52. P. 857—862.

Posada D., Crandall K. A. Modeltest: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. N 9. P. 817—818.

Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D. E. et al. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 1. S. 3—27.

Rannala B., Yang Z. Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference // J. Mol. Evol. 1996. Vol. 43. N 3. P. 304—311.

Reeves G., Chase M. W., Goldblatt P. et al. Molecular systematics of *Iridaceae*: evidence from four plastid DNA regions // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 11. P. 2074—2087.

Rodrigez F., Oliver J. L., Marin A. et al. The general stochastic model of nucleotide substitution // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 142. P. 485—501.

Rosenberg M. S., Kumar S. Incomplete taxon sampling is not a problem for phylogenetic inference // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2001. Vol. 98. N 19. P. 10 751—10 756.

Rydin C. R., Källersjö M. Taxon sampling and seed plant phylogeny // Cladistics. 2002. Vol. 18. N 5. P. 485—513.

Rydin C. R., Wikström N. Phylogeny of *Isoëtes* (*Lycopsida*): resolving basal relationships using *rbc*L sequences // Taxon. 2002. Vol. 51. N 1. P. 83—89.

Saar D. E., Polans N. O., Sørensen P. D. A phylogenetic analysis of the genus *Dahlia* (*Asteraceae*) based on internal and external transcribed spacer regions of nuclear DNA // Syst. Bot. 2003. Vol. 28. N 3. P. 627—639.

Sanderson M. J. Objections to bootstrap phylogenies: a critique // Syst. Biol. 1995. Vol. 44. N 3. P. 299—320.

Sanderson M. J., Donoghue M. J. Patterns of variation in levels of homoplasy // Evolution. 1989. Vol. 43. N 8. P. 1781—1795.

Saitou N., Nei M. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 14. P. 406—425.

Sauquet H., Doyle J. A., Scharaschkin T. et al. Phylogenetic analysis of *Magnoliales* and *Myristicaceae* based on multiple data sets: implication for character evolution // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 142. N 2. P. 125—186.

Senters A. F., Soltis D. E. Phylogenetic relationships in *Ribes* (*Grossulariaceae*) inferred from ITS sequence data // Taxon. 2003. Vol. 52. N 1. P. 51—66.

Simmons M. P., Pickett K. M., Miya M. How meaningful are Bayesian support values? // Mol. Biol. Evol. 2004. Vol. 21. N 1. P. 188—199.

Smith J. F., Kress W. J., Zimmer E. A. Phylogenetic analysis of the *Zingiberales* based on *rbc*L sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 620—630.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. San Francisco, 1973. 573 p.

Soltis P. S., Soltis D. E. The role of phylogenetics in comparative genetics // Plant Physiol. 2003. Vol. 132. N 8. P. 1790—1800.

Soltis D. E., Soltis P. S., Chase M. W. et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbc*L, and *atp*B sequences // Bot. J. Linn. Soc. London. 2000. Vol. 133. N 4. P. 381—461.

Soltis D. E., Soltis P. S., Mort M. E. et al. Inferring complex phylogenies using parsimony: an empirical approach using three large DNA data sets for angiosperms // Syst. Biol. 1998. Vol. 47. N 1. P. 32—42.

Soltis P. S., Soltis D. E., Wolf P. G. et al. The phylogeny of land plants inferred from 18S rDNA sequences: pushing the limits of rDNA signal? // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16. N 12. P. 1774—1784.

Tamura K., Nei M. Estimation of the number of the nucleotide substitution in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Mol. Biol. Evol. 1993. Vol. 10. N 3. P. 512—526.

Turner B. L. Plant systematics: beginnings and endings // Aliso. 1998. Vol. 17. N 2. P. 189—200.

Wiens J. J. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? // Syst. Biol. 1998. Vol. 47. N 4. P. 625—640.

Wiens J. J. Missing data, incomplete taxa and phylogenetic accuracy // Syst. Biol. 2003. Vol. 52. N 4. P. 528—538.

Yang Z. Among-site variation and its impact on phylogenetic analyses // Trends Ecol. Evol. 1996. Vol. 11. P. 367—372.

SUMMARY

The article reviews briefly experimental methods and data analysis used for comparing DNA sequences and for reconstructing phylogenies. The second part of the article concerns mostly used methods of inferring phylogenies on base of DNA sequences and models of nucleotide substitutions; consensus trees; statistical tests of phylogenetic trees; analysis of combined sequences; premises connected with sampling of taxa and choosing DNA sequences for investigations.

УДК 582.982

© C. Jeffrey

A NEW SYSTEM OF *CUCURBITACEAE*

Ч. ДЖЕФФРИ. НОВАЯ СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА *CUCURBITACEAE*

Komarov Botanical Institute RAS
197376 St. Petersburg, 2 Prof. Popov St.
Received 10.09.2004

On the basis of new data on seed-coat anatomy, changes are made to the classification of the *Cucurbitaceae.* The tribes *Bryonieae* Dumort., *Herpetospermeae* (C. Jeffrey) C. Jeffrey trib. nov., *Luffeae* (C. Jeffrey) C. Jeffrey trib. nov. and *Coniandreae* Endl. are newly recognized. The subtribe *Cucumerinae* Pax is transferred from the tribe *Melothrieae* Endl. to the tribe *Benincaseae* Ser. The rest of the *Melothrieae* is transferred to the *Coniandreae* except for the subtribe *Trochomeriinae* C. Jeffrey which is sunk into the *Benincasinae* (Ser.) C. Jeffrey.

Key words: *Cucurbitaceae*, systematics, subfamilies, tribes, subtribes, genera.

The publication of an article (Singh, Dathan, 1998) summarizing a long series of investigations on the seed-coat anatomy of the *Cucurbitaceae* has enabled the results of these studies to be used in refining the author's previous system of classification of the family (Jeffrey, 1990). The recognition of two subfamilies is supported by the seed anatomical data; in the *Cucurbitoideae* the main sclerenchymatous layer of the seed-coat is conspicuous and readily identified; in the *Nhandiroboideae* (syn. *Zanonioideae*) it is inconspicuous and difficult to demarcate from the adjacent sclerified hypodermal layers. The seed-coat in *Benincaseae* consists usually of a heterocellular or homocellular epidermis of upright cells, astrosclereids and a one- or two-layered simple aerenchyma. *Bryonia* and *Ecballium* differ in having osteosclereids in the main mechanical layer, placed radially in the latter and obliquely in the former. These two genera are therefore now segregated into a distinct tribe, *Bryonieae* Dumort. Likewise, the *Herpetosperminae* differ from the *Trichosanthinae* in that osteosclereids instead of astrosclereids form the main mechanical layer, and are here elevated to tribal rank. *Luffa* differs from the rest of the *Benincaseae* (in which it was included as a distinct subtribe, *Luffinae*) in having upright epidermal cells with rod-like thickenings and narrow, palisade-like osteosclereids; the *Luffinae* is therefore also elevated to tribal rank. The seed-coat in *Cucurbitoideae* usually consists of five zones, but the *Melothrieae* proved to be a heterogenous group; some genera lack the hypodermis and the seed-coat comprises only 4 zones on the major faces. The *Melothrieae* is therefore split into two taxa; the genera lacking a hypodermis are referred to a distinct tribe, the *Coniandreae* Endl., while the rest of the *Melothrieae*, similar in seed-coat anatomy to the *Benincasinae*, are treated as a subtribe, *Cucumerinae* Pax, of the *Benincaseae.* Similar considerations prompt the sinking of the *Trochomeriinae* into the *Benincaseae* and of the *Guraniinae* into the *Coniandreae.* On the generic level, seed-coat anatomy provides no basis for the separation of the Old-World *Zehneria* Endl. from the New-World *Melothria* L. However, the genera are readily distinguishable on androecial characters, all three stamens 2-thecous in *Zehneria*, two 2-thecous and one 1-thecous in *Melothria.*

These taxonomic changes are formally established below.

Family ***Cucurbitaceae*** Juss., 1789, Gen. Pl.: 393, nom. cons.

Subfamily I. ***Nhandiroboideae*** Kostel., 1833, Allg. med.-pharm. Fl. 2 : 722 (syn. *Zanonoioideae* C. Jeffrey, 1962, Kew Bull. 15 : 354).

Tribe 1. ***Zanonieae*** Bl., 1826, Bijdr.: 936.

Subtribe i. ***Fevilleinae*** Pax, 1889, in Engl. et Prantl, Nat. Pflazenfam. IV, 5 : 10. *Fevillea* L. (1753).

Subtribe ii. ***Zanoniinae*** Pax, 1889, tom. cit.: 12. *Alsomitra* (Bl.) M. J. Roem. (1846), *Bayabusua* W. J. de Wilde (1999), *Zanonia* L. (1753), *Siolmatra* Baill. (1885), *Gerrardanthus* Harv. ex Hook. f. (1867), *Zygosicyos* Humbert (1945), *Xerosicyos* Humbert (1939), *Neoalsomitra* Hutch. (1942).

Subtribe iii. ***Gomphogyninae*** Pax, 1899, 1. c. *Hemsleya* Cogn. ex F. Forbes et Hemsl. (1888), *Gomphogyne* Griff. (?1841), *Gynostemma* Bl. (1825).

Subtribe iiii. ***Actinostemmatinae*** C. Jeffrey, 1990, in D. M. Bates, R. W. Robinson et C. Jeffrey (eds), Bot. Utilizat. *Cucurbitac.*: 450. *Bolbostemma* Franquet (1930), *Actinostemma* Griff. (?1841).

Subtribe v. ***Sicydiinae*** Pax, 1889, tom. cit.: 21. *Sicydium* Schlechtend. (1832), *Chalema* Dieterle (1980), *Pteropepon* (Cogn.) Cogn. (1916), *Pseudosicydium* Harms (1927), *Cyclantheropsis* Harms (1896).

Subfamily II. ***Cucurbitoideae*** Kostel., 1833, 1. c.

Tribe 1. ***Joliffieae*** Schrad., 1838, Linnaea 12 : 402.

Subtribe i. ***Thladianthinae*** Pax, 1889, tom. cit.: 13. *Baijiania* A. M. Lu et J. Q. Li (1993), *Indofevillea* Chatterjee (1946), *Sinobaijiania* C. Jeffrey et W. J. de Wilde (ined.), *Siraitia* Merr. (1934), *Microlagenaria* (C. Jeffrey) A. M. Lu et J. Q. Li (1993), *Thladiantha* Bunge (1833), *Momordica* L. (1753).

Subtribe ii. ***Telfairiinae*** Pax, 1889, tom. cit.: 22. *Telfairia* Hook. (1827), *Odosicyos* Keraudren (1981).

Tribe 2. ***Bryonieae*** Dumort., 1827, Fl. Belg.: 54. *Bryonia* L. (1753), *Ecballium* A. Rich. (1824).

Tribe 3. ***Trichosantheae*** C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 341.

Subtribe i. ***Hodgsoniinae*** C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 342. *Hodgsonia* Hook. f. et Thoms. (1854).

Subtribe ii. ***Ampelosicyinae*** C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 341. *Ampelosicyos* Thouars (1805), *Tricyclandra* Keraudren (1966).

Subtribe iii. ***Trichosanthinae*** Pax, 1889, tom. cit.: 15. *Gymnopetalum* Arn. (1840), *Trichosanthes* L. (1753).

Tribe 4. **Herpetospermeae (C. Jeffrey) C. Jeffrey trib. nov.** (basionymum *Herpetosperminae* C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 342). *Biswarea* Cogn. (1882), *Herpetospermum* Wall. ex Hook. f. (1867), *Edgaria* C. B. Cl. (1876).

Tribe 5. ***Schizopeponeae*** C. Jeffrey, 1964, Kew Bull. 17 : 475. *Schizopepon* Maxim. (1859).

Tribe 6. **Luffeae (C. Jeffrey) C. Jeffrey trib. nov.** (basionymum *Luffinae* C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 340). *Luffa* L. (1753).

Tribe 7. ***Sicyeae*** Schrad., 1838, tom. cit.: 402.

Subtribe i. ***Cyclantherinae*** C. Jeffrey, 1990, op. cit.: 461. *Hanburia* Seem. (1858), *Echinopepon* Naud. (1866) syn. *Apatzingania* Dieterle, *Marah*

Kellogg (1854), *Echinocystis* Torr. et A. Gray (1840), *Vaseyanthus* Cogn. (1891), *Brandegea* Cogn. (1891), *Elateriopsis* Ernst (1873), *Pseudocyclanthera* Mart. Crovetto (1955), *Cyclanthera* Schrad. (1831) syn. *Cremastopus* P. Wils., *Rytidostylis* Hook. et Arn. (1840).

Subtribe ii. ***Sicyinae*** C. Jeffrey, 1990, op. cit.: 462. *Sicyos* L. (1753), *Sicyosperma* A. Gray (1853), *Parasicyos* Dieterle (1975), *Microsechium* Naud. (1866), *Sechium* P. Br. (1756), *Sechiopsis* Naud. (1866) syn. *Pterosicyos* T. Brandegee.

Tribe 8. ***Coniandreae*** Endl., 1839, op. cit.: 935 (syn. *Dendrosicyinae* C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 344; *Guraniinae* C. Jeffrey, 1963, Kew Bull. 16 : 483). *Kedrostis* Medic. (1791), *Dendrosicyos* Balf. f. (1882), *Corallocarpus* Welw. ex Hook. f. (1867), *Ibervillea* Greene (1895), *Tumamoca* Rose (1912), *Halosicyos* Mart. Crovetto (1947), *Ceratosanthes* Burm. ex Adans. (1763), *Doyerea* Grosourdy (1864), *Trochomeriopsis* Cogn. (1881), *Seyrigia* Keraudren (1961), *Dieterlea* Lott (1986), *Cucurbitella* Walp. (1846) corr. Walp. (1847), *Apodanthera* Arn. (1841), *Guraniopsis* Cogn. (1908), *Melothrianthus* Mart. Crovetto (1955), *Wilbrandia* S. Manso (1836), *Helmontia* Cogn. (1875), *Psiguria* Neck. ex Arn. (1841), *Gurania* (Schlechtend.) Post et O. Kuntze (1903).

Tribe 9. ***Benincaseae*** Ser., 1825, Mem. Soc. Phys. Geneve 3, 1 : 24.

Subtribe i. ***Benincasinae*** (Ser.) C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 339 (syn. *Acanthosicyinae* C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 339 quoad typum solum; *Trochomeriinae* C. Jeffrey, 1962, tom. cit.: 342). *Solena* Lour. (1790), *Borneosicyos* W. J. deWilde (1998), *Papuasicyos* Duyfjes, v. d. Ham et W. J. deWilde (2003), *Trochomeria* Hook. f. (1867), *Dactyliandra* (Hook. f.) Hook. f. (1871), *Ctenolepis* Hook. f. (1867), *Peponium* Engl. (1897), *Cephalopentandra* Chiov. (1929), *Cogniauxia* Baill. (1884), *Ruthalicia* C. Jeffrey (1962), *Lagenaria* Ser. (1825), *Benincasa* Savi (1818), *Praecitrullus* Pangalo (1944), *Citrullus* Schrad. ex Eckl. et Zeyh. (1836), *Acanthosicyos* Welw. ex Hook. f. (1867), *Eureiandra* Hook. f. (1867), *Bambekea* Cogn. (1916), *Nothoalsomitra* Telford (1982), *Coccinia* Wight et Arn. (1834), *Diplocyclos* (Endl.) Post et O. Kuntze (1903) corr. C. Jeffrey (1962), *Raphidiocystis* Hook. f. (1867), *Lemurosicyos* Keraudren (1964), *Zombitsia* Keraudren (1963).

Subtribe ii. ***Cucumerinae*** Pax, 1889, tom. cit.: 22 (syn. *Melothrieae* Endl., 1839, op. cit.: 936; *Dicoelospeminae* Pax, 1889, tom. cit.: 20; *Melothriinae* Pax, 1989, tom. cit.: 14). *Melancium* Naud. (1862), *Cucumeropsis* Naud. (1866), *Posadaea* Cogn. (1890), *Melothria* L. (1753), *Muellerargia* Cogn. (1881), *Zehneria* Endl. (1833), *Cucumella* Chiov. (1929), *Cucumis* L. (1753), *Oreosyce* Hook. f. (1871), *Myrmecosicyos* C. Jeffrey (1962), *Mukia* Arn. (1840), *Dicoelospermum* C. B. Cl. (1879) corr. Post et O. Kuntze (1903).

Tribe 10. ***Cucurbiteae*** Ser., 1825, l. c. (syn. *Abobrinae* Pax, 1889, tom. cit.: 34). *Cucurbita* L. (1753), *Sicana* Naud. (1863), *Tecunumania* Standl. et Steyerm. (1944), *Calycophysum* Karst. et Triana (1854), *Peponopsis* Naud. (1860), *Anacaona* A. H. Liogier (1980), *Polyclathra* Bertol. (1840), *Schizocarpum* Schrad. (1830), *Penelopeia* Urb. (1821), *Cionosicyos* Griseb. (1860) corr. Hook. f. (1867), *Cayaponia* S. Manso (1836), *Selysia* Cogn. (1881), *Abobra* Naud. (1862).

REFERENCES

Jeffrey C. An outline classification of the *Cucurbitaceae* // Biology and Utilization of the *Cucurbitaceae* / Ed. D. M. Bates, R. W. Robinson, C. Jeffrey. London, Comstock, Cornell University Press, 1990. P. 449—463.

Singh D., *Dathan A. S. R.* Morphology and embryology // Cucurbits / Ed. N. M. Nayar, T. A. More. New Delhi, Calcutta, 1998. P. 67—84.

РЕЗЮМЕ

На основании новых данных по структуре семенной кожуры внесены изменения в систему сем. *Cucurbitaceae.* Принимаются в первый раз трибы *Bryonieae* Dumort. (раньше включена в трибу *Benincaseae*), *Herpetospermeae* (C. Jeffrey) C. Jeffrey trib. nov. (раньше подтриба *Herpetosperminae* трибы *Trichosantheae*), *Luffeae* (C. Jeffrey) C. Jeffrey trib. nov. (раньше подтриба *Luffinae* трибы *Benincaseae*) и *Coniandreae* Endl. (раньше включена в трибу *Melothrieae* как подтрибы *Dendrosicyinae* и *Guraniinae*). Подтриба *Cucumerinae* перенесена из трибы *Melothrieae* в трибу *Benincaseae*, включена в подтрибу *Benincasinae* подтриба *Trochomeriinae.* В новой системе приняты 2 подсемейства, 11 триб, 14 подтриб и 123 рода.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (571.65)

© В. Г. Харитонов

ПРЕДСТАВИТЕЛИ *CENTRALES* (*BACILLARIOPHYTA*) В ВОДОЕМАХ БЕРИНГИИ

V. G. KHARITONOV. MEMBERS OF THE *CENTRALES* (*BACILLARIOPHYTA*) IN WATERBODIES OF BERINGIA

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан
E-mail: kharitonov@ibpn.kolyma.ru

Поступила 25.03.2004

Приведен аннотированный список видовых и внутривидовых таксонов (101) пор. *Centrales*, выявленных в водоемах Берингии. Предлагаются три новые комбинации.

Ключевые слова: *Centrales*, видовой состав, Берингия.

В данной работе вслед за опубликованной в 2001 г. подводятся итоги флористического изучения диатомовых северо-восточной Азии и американского сектора Берингии, проведенного в период 1971—2003 гг. (Харитонов, 1989, 1991, 1999; 2001а, б; 2002; 2004). При таксономической ревизии мы руководствовались концепцией K. Krammer, H. Lange-Bertalot (2000), учитывая при этом дополнения и изменения, предложенные A. Witkowski с соавт. (2000); Г. И. Поповской с соавт. (2002); H. Håkansson (2002). Нижеприведенный аннотированный список представителей пор. *Centrales*, обнаруженных в водоемах Берингии, включает 101 таксон видового и внутривидового рангов. Роды и виды в списке расположены в алфавитном порядке.

Принятые обозначения: og — олигогалоб; gb — галофоб, in — индифферент, gl — галофил, mg — мезогалоб, pg — полигалоб; ab — алкалибионт, af — алкалифил, cn — циркумнейтральный, az — ацидофил; os — олигосапробионт, β-ms — бэтамезосапробионт, α-ms — альфамезосапробионт; a — арктический, a-b — арктобореальный, b — бореальный, k — космополит.

Acanthoceras zachariasii (Brun) Sim.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Поповская и др., 2002. — *Attheya zachariasii* Brun. Планктонная форма. В азиатском секторе Берингии отмечается редко, предпочитает мезотрофные водоемы речных долин.

Og(gb), β-ms, af, k; бас. р. Амгуэма.

Actinocyclus octonarius Ehr.; Гусляков и др., 1992; Witkowski et al., 2000. — *A. ehrenbergii* Ralfs. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, встречается в прибрежном планктоне Чукотского п-ова и некоторых опресненных участках (устьях рек) Охотского моря, отмечается нечасто.

Mg, α-ms, af, k ; Тауйская губа (устье р. Армань), Чукотский п-ов (прибрежье), Чукотское и Охотское моря (опресненные участки прибрежья).

Actinopthychus senarius (Ehr.) Ehr.; Hendey, 1964; Witkowski et al., 2000. — *Actinocyclus senarius* Ehr.; *Actinopthychus undulatus* (Bail.) Ralfs. Встречается в планктоне морского прибрежья Чукотского, Берингова и Охотского морей, отмечается редко.

Mg, β-ms, af, k; Тауйская губа (устье р. Тауй), Чукотское, Берингово и Охотское моря (прибрежье), Аляска.

Aulacoseira alpigena (Grun.) Kram.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira distans* var. *alpigena* Grun.; *Aulacoseira distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim. Холодолюбивый стенотерм, иногда характеризуется как арктоальпийский вид. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, но чаще отмечается в планктоне горных олиготрофных озер, характеризующихся пониженными значениями электропроводности воды.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Армань, Ола, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова.

A. ambigua (Grun.) Sim.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira crenulata* var. *ambigua* Grun.; *M. ambigua* (Grun.) O. Müll. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в планктоне водоемов разного типа и трофности, но предпочитает мезотрофные озера речных долин.

Og(in), β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

A. baicalensis (Meyer) Sim.; Диатомовые водоросли..., 1992; Поповская и др., 2002. — *Melosira islandica* var. *baicalensis* Meyer ; *M. baicalensis* (Meyer) Wislouch; *M. baicalensis* f. *oblongopunctata* Skv. Пресноводный, возможно арктобореальный вид. Холодолюбивый стенотерм. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейны рек Анадырь (оз. Эльгыгытгын), Амгуэма (оз. Экитики).

A. cataractarum (Hust.) Sim.; Диатомовые водоросли..., 1992. — *Melosira cataractarum* Hust . В азиатском секторе Берингии встречается редко, иногда характеризуется как арктоальпийский вид, отмечается в водоемах разного типа и трофности.

Og(in), os, cn, k; бас. Колымы, п-ов Камчатка.

A. crenulata (Ehr.) Thw.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Gallionella crenulata* Ehr.; *Melosira crenulata* (Ehr.) Kütz.; *Aulacoseira italica* f. *crenulata* (Ehr.) Ross. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в планктоне и бентосе небольших олиготрофных озер (иногда в ручьях).

Og(gb-in), os, cn-af, k; бассейны рек Пенжина, Анадырь, п-ов Камчатка, Британская Колумбия.

A. distans (Ehr.) Sim. var. *distans*; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Gallionella distans* Ehr.; *Melosira distans* (Ehr.) Kütz . Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, но чаще отмечается в прибрежном планктоне горных олиготрофных озер, характеризующихся средними или пониженными значениями электропроводности и pH воды.

Og(gb-in), os, cn, b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, п-ов Камчатка, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

A. distans var. *nivalis* (W. Sm.) Haworth; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira nivalis* W. Sm.; *M. distans* var. *nivalis* (W. Sm.) Kirchn. Некоторые авторы (Hartley, 1986; и др.) считают данный таксон синонимом типовой формы. Холодолюбивый стенотерм. В азиатском секторе Берингии встречается всегда вместе с типовой формой, отмечается редко.

Og(gb-in), os, cn-az, b; бассейн Тауйской губы, Алеутские острова, Британская Колумбия.

A. granulata (Ehr.) Sim. var. *granulata*; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Gallionella granulata* Ehr.; *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs; *M. granulata* var. *angustissima* O. Müll.; *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Sim. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, но чаще отмечается в планктоне континентальных преимущественно мезотрофных озер речных долин, характеризующихся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), β-ms, cn-af, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Паляваам, Камчатский п-ов, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Алеутские острова, Британская Колумбия.

A. lacustris (Grun.) Kram.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira lirata* var. *lacustris* Grun.; *M. distans* var. *lirata* f. *lacustris* (Grun.) Hust.; *M. mikkelsenii* Nygaard; *Aulacoseira distans* f. *lacustris* (Grun.) Sim.; *A. lirata* var. *lacustris* (Grun.) Ross. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, встречается в горных, преимущественно олиготрофных водоемах, характеризующихся пониженными значениями электропроводности воды, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn-az, b; бас. Тауйской губы, бассейны рек: Колыма, Амгуэма, Аляска, Британская Колумбия.

A. lirata (Ehr.) Ross var. *lirata*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Gallionella lirata* Ehr.; *Melosira lirata* (Ehr.) Kütz.; *M. distans* var. *lirata* (Ehr.) O. Müll.; *Aulacoseira distans* var. *lirata* (Ehr.) Sim. Холодолюбивый стенотермный вид. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, но чаще отмечается в прибрежье горных олиготрофных озер.

Og(gb-in), os, cn-az, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Амгуэма, п-ов Камчатка, Аляска, Британская Колумбия.

A. lirata var. *biseriata* (Grun.) Haworth; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira lirata* var. *biseriata* Grun.; *M. lirata* var. *seriata* (O. Müll.) A. Cl.; *M. distans* var. *lirata* f. *seriata* (O. Müll.) Hust.; *Aulacoseira distans* var. *lirata* f. *seriata* (O. Müll.) Levadn.; *A. distans* var. *lirata* f. *seriata* (O. Müll.) David. Холодолюбивый стенотермный таксон. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в горных, преимущественно олиготрофных озерах.

Og(gb-in), os, cn-az, k; бас. Колымы (бассейн оз. Дж. Лондона).

A. perglabra (Østr.) Haworth var. *perglabra*; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira perglabra* Østr.; *M. distans* var. *perglabra* (Østr.) Jorg.; *M. lirata* var. *perglabra* (Østr.) Florin; *M. fennoscandica* A. Cl.; *Aulacoseira lirata* var. *perglabra* (Østr.) Ross.

В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечался в донных отложениях горных озер.

Og(in), os, cn, b; бас. Тауйской губы, бассейн р. Анадырь, Аляска.

A. perglabra var. *floriniae* (Camburn) Haworth; Cumming et al., 1995; Falu et al., 2000. — *Melosira perglabra* var. *floriniae* Camburn. В азиатском секторе Берингии встречается в прибрежном планктоне небольших озер, отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

A. pfaffiana (Reinsch) Kram.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira pfaffiana* Reinsch; *M. distans* var. *pfaffiana* (Reinsch) Grun.; *M. distans* var. *africana* O. Müll.; *Aulacoseira distans* var. *africana* (O. Müll.) Sim. Широко распространен в пределах Берингии, но встречается редко, отмечается в прибрежье небольших горных, преимущественно олиготрофных озер.

Og(gb-in), os, cn-az, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бас. Колымы, п-ов Камчатка, Аляска.

A. subarctica (O. Müll.) Haworth; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Поповская и др., 2002. — *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll. *M. italica* subsp. *subarctica* f. *curvata* O. Müll.; *Aulacoseira italica* subsp. *subarctica* (O. Müll.) Sim.; *A. italica* var. *subarctica* (O. Müll.) David. Широко распространен в пределах Берингии, иногда характеризуется как арктоальпийский вид, встречается в водоемах разного типа и трофности, но чаще отмечается в планктоне горных олиготрофных озер, характеризующихся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), os, cn-az, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

A. valida (Grun.) Kram.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira crenulata* var. *valida* Grun.; *M. valida* (Grun.) Meister; *M. italica* var. *valida* (Grun.) Hust.; *Aulacoseira italica* var. *valida* (Grun.) Sim. Широко распространен в пределах Берингии, иногда характеризуется как арктоальпийский вид, встречается в водоемах разного типа и трофности, но чаще отмечается в прибрежном планктоне горных мезотрофных озер.

Og(in), os, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

Chaetoceros[1] *elmorei* Boyer; Cumming et al., 1995. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(hl)-mg, os, af, k; Британская Колумбия.

C. muelleri Lemm.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Планктонный вид, встречается в опресненных участках морского прибрежья, редко в континентальных водах, характеризующихся высокими значениями электропроводности, предпочитает эвтрофную среду. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Mg, os, af, k; Британская Колумбия.

---

[1] В пределах морских участков Берингии выявлено не менее 60 видов и разновидностей этого рода (Орлова и др., 2003).

Coscinodiscus bergii A. Cl.; Hein, 1990. В азиатском секторе Берингии не отмечался. Обнаружен в водоемах Алеутских островов.

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *Cyclotella dubia* Fricke; *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, встречается в планктоне водоемов разного типа и трофности, предпочитает мезотрофные озера речных долин.

Oh(in-hl), β-ms, af, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

C. invisitatus (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoerm. et Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman; *S. socialis* Makar. et Pr.-Lavr., *S. hantzschii* Grun., *S. hantzschii* var. *striatior* Kalbe; *S. incognitus* Kuzmin et Gencal; *S. invisitatus* var. *incognitus* Kuzmin et Gencal. Планктонный вид, достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, отмечается редко.

Og(in), β-α-ms, cn, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Яма, Анадырь, Британская Колумбия.

C. tholiformis Stoerm., Håkans. et Theriot; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), β-α-ms, cn-af, k; бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

Cyclotella ambigua Grun.; Håkansson, 2002. — *Cyclotella striata* var. *ambigua* (Grun.) Grun. Встречается в морском прибрежье, эстуариях крупных рек, лиманах, опресненных бухтах. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Mg, os, af, k; Тауйская губа (устье р. Тауй), Охотское море (прибрежье).

C. antiqua W. Sm. var. *antiqua*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Широко распространен в пределах Берингии, иногда характеризуется как арктоальпийский вид. Отмечается в прибрежье водоемов разного типа и трофности.

Og(gb), os, cn-az, b; Якутия, бас. Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, о-в Врангеля, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

C. antique var. *labynkyrensis* Kom.; Диатомовые водоросли..., 1992. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(gb), os, cn-az, b; Якутия (оз. Лабынлыр).

C. arctica Genkal et Kharit.; Генкал, Харитонов, 1996. Пресноводный, возможно арктобореальный вид, не исключено, что он широко распространен в азиатском секторе Берингии.

Og(gb), os, cn, b; бас. р. Анадырь (оз. Эльгыгытгын).

C. astraea (Ehr.) Kütz.; Håkansson, 2002. — *Discoplea astraea* Ehr.; *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, но чаще отмечается в планктоне мезотрофных озер речных долин.

Og(in), os, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, о-в Врангеля, Аляска.

C. atomus Hust.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. Нанопланктонный эвригалинный вид. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в прибрежных эвтрофных водоемах, характеризующихся повышенными значениями электропроводности и pH воды, иногда обнаруживается в опресненных участках морского прибрежья.
Oh(hl), α-ms, af, k; бас. Тауйской губы, Аляска, Алеутские острова.

C. caspia Grun.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.
Oh(hl), os, af, b; Аляска.

C. comensis Grun.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. K. Krammer, H. Lange-Bertalot (2000) сообщают, что Foged в публикации (1981 г.) для водоемов Аляски указывая таксон, известный сейчас как *Cyclotella tripartita*, идентифицировал его как *C. comensis.* В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в планктоне олиготрофных водоемов.
Og(in), os, cn, k; Якутия, Аляска (?), Британская Колумбия.

C. cyclopuncta Håkans. et Carter; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *C. operculata* var. *unipunctata* Hust.; *C. distinguenda* var. *unipunctata* (Hust.) Håkans. et Carter. В азиатском секторе Берингии, отмечается редко.
Og(in), os, cn-af, k; Якутия, бассейн р. Амгуэма.

C. delicatissima Carter; Hein, 1990. В азиатском секторе Берингии не отмечался.
Og(in), os, cn, b; Алеутские острова.

C. distinguenda Hust. var. *distinquenda*; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *C. tecta* Håkans. et Ross. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, встречается в планктоне озер, характеризующихся повышенными значениями электропроводности воды, нечасто.
Og(in-hl), os, cn, k; бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма .

C. distinguenda var. *mesoleia* (Grun.) Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *C. operculata* var. *mesoleia* Grun. В азиатском секторе Берингии встречается вместе с типовой формой, отмечается в планктоне озер разной трофности, нечасто.
Og(in), os, cn-af, k; бассейны рек Колыма, Амгуэма.

C. frigida Cleve-Euler, 1951. Редкий пресноводный, вероятно бореальный вид. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.
Og(in), os, cn, b; бассейн р. Колымы.

C. gamma Sovereign; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. Редкий пресноводный, возможно бореальный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался. Внешне почти не отличается от *C. meneghiniana.*
Og(in), os, af, b; Британская Колумбия.

C. krammeri Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *C. kuetzingiana* Grun.; *C. kuetzingiana* Thw. sensu auct; *C. kuetzingiana* var. *radiosa* Fricke. Достаточно широко распространен в пределах Берингии. Встречается в водоемах разного типа и трофности.
Oh(in), os, cn-af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

C. meneghiniana Kütz.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *C. meneghiniana* var. *rectangulata* (Bréb.) Grun.; *C. meneghiniana* var. *hankensis* Skv.; *C. kuetzingiana* Thw.; *C. laevissima* V. G.; *C. meneghiniana* var. *laevissima* (V. G.) Hust.; *C. meneghiniana* var. *plana* Fricke; *C. meneghiniana* var. *tenera* Kolbe. Широко распространен в пределах Берингии, эвритермный вид, отмечается в литорали водоемов разного типа и трофности, предпочитает мезотрофные озера речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды, иногда встречается в опресненных участках морского прибрежья.

Oh(in), β-α-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Камчатский п-ов, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

C. michiganiana Skv.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Планктонный пресноводный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), os, cn-af, b; Британская Колумбия.

C. ocelata Pant.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Поповская и др., 2002; Håkansson, 2002. — *C. operculata* var. *ocelata* (Pant.) A. Cl. Широко распространен в пределах Берингии, отмечается в планктоне преимущественно олиготрофных озер.

Og(gb), cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

C. operculata (Ag.) Kütz.; Диатомовые водоросли..., 1992. — *Frustulia operculata* Ag. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, чаще отмечается в планктоне мезотрофных озер речных долин, характеризующихся средними значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Камчатский п-ов, Аляска.

C. planctonica Brunnth.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *C. socialis* var. *planctonica* (Brunnth.) A. Cl. Пресноводный бореальный вид, иногда характеризуется как арктоальпийский. В водоемах азиатского сектора Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейны рек Колыма, Амгуэма.

C. planetophora (Fricke) Genkal; Генкал, 1997. — *C. kuetzingiana* var. *planetophora* Fricke. Широко распространен в пределах Берингии, отмечается в планктоне мезотрофных озер речных долин.

Oh(in), os, cn-af, k; Якутия, бассейн р. Колымы, бассейн Тауйской губы, р. Пенжина, бассейны рек Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов. Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

C. pseudostelligera Hust.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *C. stelligera* var. *psendostelligera* (Hust.) Haworth et Hurley. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, чаще отмечается в прибрежье мезотрофных озер речных долин, характеризующихся средними значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), α-ms, cn, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Аляска, Алеутские острова.

C. rossii Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *C. comta* var. *oligactis* (Ehr.) Grun.; *C. radiosa* var. *oligactis* (Ehr.) Grun. Широко распространен в пределах Берингии, отмечается в прибрежном планктоне водоемов разного типа и трофности, характеризующихся пониженными значениями электропроводности воды.

Og(in), os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

C. stelligera (Cl. et Grun.) V. H.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *C. meneghiniana* var. *stelligera* Cl. et Grun.; *C. stelligera* f. *tenuis* (Hust.) A. Cl. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в планктоне водоемов разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

C. striata (Kütz.) Grun.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *Coscinodiscus striatus* Kütz. В азиатском секторе Берингии отмечается редко, встречается в опресненных участках морского прибрежья, эстуариях крупных рек и солоноватых континентальных водах.

Og(hl)-mg, β-ms, af, k; бас. Тауйской губы, Аляска.

C. tripartita Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *C. comensis* sensu Manguin, 1960; *C. kisselevii* Korotk.; *C. kisselevii* var. *leprindica* Log. et Vischnev. Пресноводный бореальный вид, иногда характеризуется как арктоальпийский. В азиатском секторе Берингии отмечается в небольших озерах, нечасто.

Og(gb), os, cn, b; бассейн Тауйской губы, бассейн р. Пенжина, Камчатский п-ов, Аляска.

Dimeregramma minor (Greg.) Ralfs; Диатомовой анализ, 1950; Witkowski et al., 2000. — *Denticula minor* Greg.; *Dimerogramma minor* var. *subrhombica* A. Cl. Встречается преимущественно в морском прибрежье. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Mg, β-ms, af, k; Аляска (прибрежья).

Ellerbeckia arenaria (Moore) Crawf.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira arenaria* Moore; *Paralia arenaria* (Moore) Mois. Холодолюбивый стенотермный вид. В пределах Берингии встречается редко, отмечается в олиготрофно-мезотрофных озерах речных долин.

Og(gb), os, alf-cn, k; Якутия, бассейн р. Амгуэмы.

E. teres (Brun) Crawf.; Поповская и др., 2002. — *Melosira teres* Brun; *M. scabrosa* Østr.; *Ellerbeckia arenaria* var. *teres* (Brun) Crawf.; *Paralia teres* (Brun) Genkal et Mois.; *P. scabrosa* (Østr.) Mois. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, иногда характеризуется как арктоальпийский вид, встречается в планктоне горных, преимущественно холодных олиготрофных озер, отмечается редко.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Анадырь, Амгуэма, Аляска.

Hyalodiscus scoticus (Kütz.) Grun.; Диатомовый анализ, 1949; Witkowski et al., 2000. — *Cyclotella scotica* Kütz. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в водоемах разного типа, вплоть до опресненных участков морского прибрежья.

Mg, β-ms, af, k; бассейн Тауйской губы, Аляска.

Melosira lineata (Dillw.) Ag.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Witkowski et al., 2000. — *Conferva lineata* Dillw.; *Melosira juergensii* Ag. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в опресненных участках морского прибрежья и некоторых озерах морского побережья, характеризующихся повышенными значениями электропроводности и pH воды.

Mg, β-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы (оз. Соленое), р. Яма (устье), Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

M. moniliformis (O. Müll.) Ag. var. *moniliformis*; Забелин и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Witkowski et al., 2000. — *Conferva moniliformis* O. Müll. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в опресненных участках прибрежья Чукотского и Берингова морей, эстуариях крупных рек, редко в солоноватых континентальных водах.

Mg, β-ms, af, k; Якутия (дельта р. Лены), Охотоморье (устье р. Яма), Чаунская низменность, Чукотский п-ов (прибрежья).

M. moniliformis var. *subglobosa* (Grun.) Hust.; Забелина и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992. — *M. borreri* var. *subglobosa* Grun. В азиатском секторе Берингии встречается вместе с типовой формой, отмечается редко.

Mg, β-ms, afm k; Охотоморье (устье р. Яма), Чаунская низменность, Чукотский п-ов (прибрежье).

M. nummuloides (Dillw.) Ag.; Забелина и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Witkowski et al., 2000. — *Conferva nummuloides* Dillw. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в опресненных участках морского прибрежья, преимущественно в составе обрастаний.

Mg, os, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, р. Яма (устье), Охотское и Берингово моря (прибрежье) Аляска (прибрежье).

M. undulata (Ehr.) Kütz. var. *undulata*; Забелина и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Gallionella undulata* Ehr. В азиатском секторе Берингии встречается редко, отмечается в бентосе небольших, преимущественно стоячих водоемов.

Og(in), os, cn, k; Якутия (дельта р. Лены), бассейн Тауйской губы, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Британская Колумбия.

M. undulata var. *normannii* (Arn.) D. T.; Забелин и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *M. normannii* Arn. В азиатском секторе Берингии встречаются вместе с типовой разновидностью, отмечается реже, чем предыдущий таксон, иногда характеризуется как арктоальпийская форма.

Og(in), os, cn, k; Якутия, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

M. varians Ag.; Забелин и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Широко распространен в пределах Берингии, эвритермный вид. Встречаются в планктоне и бентосе водоемов разного типа и трофности, предпочитает мезотрофные озера речных долин. Иногда отмечается в опресненных участках морского прибрежья, эстуариях крупных рек и солоноватых озерах морских кос.

Oh(in-hl), β-α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Камчатский п-ов, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

Odontella aurita (Lyngb.) Ag.; Witkowski et al., 2000. — *Diatoma auritum* Lyngb.; *Biddulphia aurita* (Lyngb.) Bréb. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Mg, os, af, k; п-ов Аляска (прибрежье).

Orthoseira americana (Kütz.) Thw. — *Melosira americana* Kütz. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), os, cn-alf, b; Алеутские острова.

O. dendrophila (Ehr.) Crawf.: Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Porocyclia dendrophila* Ehr.; *Melosira dendroteres* (Ehr.) Ross; *M. dendrophila* (Ehr.) Ross et Sims; *Aulacoseira dendrophila* (Ehr.) Crawf. Редкий аэрофильный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), β-α-ms, cn-af, k; Аляска.

O. dickiei Thw.; Stoermer et al., 1999. — *Melosira dickiei* (Thw.) Kütz. Редкий аэрофильный вид. В азиатском секторе Берингии отмечается в обрастаниях мхов и орошаемых скал.

Og(in), os, cn, k; бас. Колымы.

O. roeseana (Rabenh.) O'Meara; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira roeseana* Rabenh.; *M. roeseana* var. *epidendron* (Ehr.) Grun.; *Aulacoseira epidendron* (Ehr.) Crawf.; *Orthoseira epidendron* (Ehr.) Crawf. Аэрофильный вид. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, чаще отмечается в обрастаниях на орошаемых субстратах.

Og(in), β-α-ms, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Камчатский п-ов, Аляска.

Paralia sulcata (Ehr.) Cl.; Диатомовые водоросли..., 1992; Witkowski et al., 2000. — *Gallionella sulcata* Ehr.; *Melosira sulcata* (Ehr.) Kütz. Обычный вид в морских прибрежных (литоральных) участках Берингии.

Mg, α-ms, af, k; Чукотское, Берингово, Охотское моря (прибрежье), Тауйская губа, устье р. Пенжина, Аляска.

Pliocaenicus costatus (Log., Lup et Churs.) Round et Håkans.; Поповская и др., 2002. — *Cyclostephanos costatus* Log., Lup. et Churs.; *C. sibiricus* (Skabitsch.) Genkal et Popovsk.; *C. costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Lup.; *C. costatus* var. *leprindus* Lup.; *Stephanodiscus dubius* subsp. *sibirica* Skabitsch.; *S. dubius* var. *arcticus* Seczkina; *Pliocaenicus costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Flower, Ozornina et Kuzmina; *P. costatus* var. *leprindus* (Lup.) Flower, Ozornina et Kuzmina. Пресноводный, вероятно бореальный вид. В пределах Берингии отмечается нечасто.

M. varians Ag.; Забелин и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. Широко распространен в пределах Берингии, эвритермный вид. Встречаются в планктоне и бентосе водоемов разного типа и трофности, предпочитает мезотрофные озера речных долин. Иногда отмечается в опресненных участках морского прибрежья, эстуариях крупных рек и солоноватых озерах морских кос.

Oh(in-hl), β-α-ms, af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Камчатский п-ов, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска.

Odontella aurita (Lyngb.) Ag.; Witkowski et al., 2000. — *Diatoma auritum* Lyngb.; *Biddulphia aurita* (Lyngb.) Bréb. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Mg, os, af, k; п-ов Аляска (прибрежье).

Orthoseira americana (Kütz.) Thw. — *Melosira americana* Kütz. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), os, cn-alf, b; Алеутские острова.

O. dendrophila (Ehr.) Crawf.: Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Porocyclia dendrophila* Ehr.; *Melosira dendroteres* (Ehr.) Ross; *M. dendrophila* (Ehr.) Ross et Sims; *Aulacoseira dendrophila* (Ehr.) Crawf. Редкий аэрофильный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), β-α-ms, cn-af, k; Аляска.

O. dickiei Thw.; Stoermer et al., 1999. — *Melosira dickiei* (Thw.) Kütz. Редкий аэрофильный вид. В азиатском секторе Берингии отмечается в обрастаниях мхов и орошаемых скал.

Og(in), os, cn, k; бас. Колымы.

O. roeseana (Rabenh.) O'Meara; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira roeseana* Rabenh.; *M. roeseana* var. *epidendron* (Ehr.) Grun.; *Aulacoseira epidendron* (Ehr.) Crawf.; *Orthoseira epidendron* (Ehr.) Crawf. Аэрофильный вид. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, чаще отмечается в обрастаниях на орошаемых субстратах.

Og(in), β-α-ms, cn, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Камчатский п-ов, Аляска.

Paralia sulcata (Ehr.) Cl.; Диатомовые водоросли..., 1992; Witkowski et al., 2000. — *Gallionella sulcata* Ehr.; *Melosira sulcata* (Ehr.) Kütz. Обычный вид в морских прибрежных (литоральных) участках Берингии.

Mg, α-ms, af, k; Чукотское, Берингово, Охотское моря (прибрежье), Тауйская губа, устье р. Пенжина, Аляска.

Pliocaenicus costatus (Log., Lup et Churs.) Round et Håkans.; Поповская и др., 2002. — *Cyclostephanos costatus* Log., Lup. et Churs.; *C. sibiricus* (Skabitsch.) Genkal et Popovsk.; *C. costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Lup.; *C. costatus* var. *leprindus* Lup.; *Stephanodiscus dubius* subsp. *sibirica* Skabitsch.; *S. dubius* var. *arcticus* Seczkina; *Pliocaenicus costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Flower, Ozornina et Kuzmina; *P. costatus* var. *leprindus* (Lup.) Flower, Ozornina et Kuzmina. Пресноводный, вероятно бореальный вид. В пределах Берингии отмечается нечасто.

Og(gb), os, cn, b; бассейны рек: Колыма (оз. Дж. Лондона), Анадырь (оз. Эльгыгытгын), Амгуэма (оз. Экитики).

Puncticulata bodanica (Grun.) Håkansson, 2002 var. *bodanica.* — *Cyclotella bodanica* Grun.; *C. bodanica* var. *lemanica* (O. Müll.) Bachm.; *C. bodanica* var. *intermedia* Manguin. Широко распространен в пределах Берингии, иногда характеризуется как арктоальпийский вид, встречается в планктоне водоемов разного типа и трофности, чаще отмечается в горных преимущественно олиготрофных озерах.

Og(gb), os, cn, b; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Пенжина, Анадырь, Паляваам, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Британская Колумбия.

P. bodanica var. affinis (Grun.) Kharitonov comb. nov. — *Cyclotella comta* var. *affinis* Grunow in Van Heurck, 1882, fig. 93, *11—13*; *C. bodanica* var. *affinis* (Grun.) A. Cl. Пресноводно-солоноватоводный таксон. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), os, cn, b; Британская Колумбия.

P. bodanica var. jacutica (Kom.) Kharitonov comb. nov. — *Cyclotella bodanica* var. *jacutica* Komarenko in Комаренко, Васильева, 1975: 47, фиг. 14, *3*. Пресноводный, возможно арктобореальный таксон. В азиатском секторе Берингии встречается вместе с типовой формой, отмечается редко.

Og(gb), os, cn, a-b; Якутия (оз. Лабынкыр).

P. comta (Ehr.) Håkansson, 2002. — *Diskoplea comta* Ehr.; *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.; *C. melosiroides* (Kirchn.) Lemm. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в планктоне водоемов разного типа и трофности, чаще отмечается в планктоне олиготрофно-мезотрофных озер речных долин.

Og(in), os, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Камчатский п-ов, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

P. glabriuscula (Grun.) Håkansson, 2002. — *Cyclotella comta* var. *glabriuscula* Grun.; *C. glabriuscula* Håkans.; *C. tenuistriata* Hust. Широко распространен в азиатском секторе Берингии, иногда характеризуется как арктоальпийский вид, отмечается нечасто.

Og(in), os, cn, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бассейны рек Анадырь, Паляваам, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

P. radiosa (Lemm.) Håkansson, 2002 var. *radiosa.* — *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm.; *C. comta* var. *radiosa* Grun.; *C. socialis* Schütt. В азиатском секторе Берингии встречаются редко, отмечается в водоемах разного типа и трофности.

Og(in), β-ms, alf-cn, k; бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

P. radiosa var. spectabilis (A. Cl.) Kharitonov comb. nov. — *Cyclotella comta* var. *spectabilis* Cleve-Euler, 1915 : 65, fig. 3, *68*; *C. radiosa* var. *spectabilis* (A. Cl.) Håkans. В азиатском секторе Берингии встречаются в планктоне мезотрофных озер и рек, отмечается редко.

Og(in), os, af, k; Якутия (реки Тюнг, Вилюй), бассейн р. Анадырь (оз. Майорское).

Skeletonema subsalsum (A. Cl.) Bethge; Диатомовые водоросли..., 1988; Krammer, Lange-Bertalot, 2000. — *Melosira subsalsa* A. Cl. В азиатском секторе Берингии населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, отмечается в мезотрофных озерах речных долин, характеризующихся повышенными значениями электропроводности воды, редко.

Oh(in-hl), os, cn-af, k; бассейны рек Колыма, Амгуэма.

Stephanodiscus alpinus Hust.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. Встречается в планктоне горных преимущественно олиготрофных озер, отмечается нечасто.

Og(gb), os, cn, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Яма, Пенжина, Британская Колумбия.

S. binderanus (Kütz.) Krieg.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *Melosira binderana* Kütz.; *Stephanodiscus binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. Населяют водоемы разного типа и трофности, предпочитает мезотрофные воды, характеризующиеся повышенной электропроводностью, иногда встречается в опресненных участках морского прибрежья. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in-hl), α-ms, af, k; Якутия (р. Вилюй).

S. flabellatus Khurs. et Log.; Диатомовые водоросли..., 1992. — *S. astraea* var. *intermedius* Fricke; *S. niagarae* var. *intermedia* (Fricke) Okuno. Редкий пресноводный вид, отмечался в планктоне горных олиготрофных озер.

Og(in), os, cn, b; бассейны рек Анадырь (оз. Эльгыгытгын), Амгуэма (оз. Экитики).

S. hantzschii Grun.; Забелина и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *S. hantzschii* var. *pusilla* Grun.; *S. pusillus* (Grun.) Krieg.; *S. tenuis* Hust.; *S. hantzschii* f. *tenuis* (Hust.) Håkans. et Stoerm.; *S. tenuis* subsp. *radiolaria* Skabitsch; *S. tenuis* var. *tener* Genkal et Kuzmin. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, чаще отмечается в планктоне мезотрофных озер речных долин, характеризующихся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), β-α-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Анадырь, Паляваам, Амгуэма, Чаунская низменность, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. makarovae Genkal; Диатомовые водоросли..., 1992; Поповская и др., 2002. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), os, cn, b; бассейн р. Анадырь.

S. medius Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2000. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Og(in), os, cn, b; Британская Колумбия.

S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot , 2000; Håkansson, 2002. — *Cyclotella minutula* Kütz.; *Stephanodiscus astraea* var. *minutula* (Kütz.) Grun.; *S. rotula* var. *minutulus* (Kütz.) Ross. et Sims; *S. perforatus* Genkal et Kuzmin; *S. minutulus* (Kütz.) Round. Широко распространен в пределах Берингии, встречается в планктоне водоемов разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, чаще отмечается в планктоне мезотрофных озер речных долин, характеризующихся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды.

Og(in), β-α-ms, cn-af, k; Якутия, бассейн, Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Яма, Пенжина, Анадырь, Амгуэма, Чукотский п-ов, Аляска, Алеутские острова, Британская Колумбия.

S. niagarae Ehr.; Забелина и др., 1951; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *S. astraea* var. *niagarae* (Ehr .) A. Cl. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, но встречается нечасто. Предпочитает мезотрофные водоемы.

Og(in), β-ms, af, k; бас. Тауйской губы, бассейны рек Пенжина, Паляваам, Амгуэма, Аляска, Британская Колумбия.

S. oregonicus (Ehr.) Håkans.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *Discoplea oregonica* Ehr. Редкий пресноводный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался. Обнаружен в водоемах Британской Колумбии.

S. parvus Stoerm. et Håkans.; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), β-ms, alb, b; бас. Тауйской губы, Британская Колумбия.

S. pseudoexcentricus Håkans. et Stoerm.; Cumming et al., 1995. В азиатском секторе Берингии не отмечался. Обнаружен в водоемах Британской Колумбии.

S. rotula (Kütz.) Hendey; Диатомовые водоросли..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. — *Cyclotella rotula* Kütz. Сходен с *S. niagarae*, и некоторые авторы (Poulin et al., 1995) считают его синонимом. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, отмечается в планктоне мезотрофных озер, нечасто.

Og(in), β-ms, af, k; бассейн Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, п-ов Камчатка (горячие источники), о-в Врангеля.

S. vestibuls Håkans., Theriot et Stoerm.; Krammer, Lange-Bertalot, 2000; Håkansson, 2002. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Og(in), α-ms, af, b; бассейн Тауйской губы, Британская Колумбия.

Thalassiosira bramaputrae (Ehr.) Håkans. et Locker var. *bramaputrae*; Диатомовые водоросли..., 1988; Генкал, 1997. — *Stephanodiscus bramaputrae* Ehr.; *Coscinodiscus lacustris* Grun.; *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, встречается в водоемах разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья, чаще отмечается в планктоне мезотрофных озер, характеризующихся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды.

Oh(hl)-mg, β-ms, cn-af, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бассейны рек Колыма, Пенжина, Паляваам, Чукотский п-ов, Аляска.

T. bramaputrae var. *septentrionalis* (Grun.) Makar.; Диатомовые водоросли..., 1988. — *Coscinodiscus septentrionalis* Grun.; *C. lacustris* var. *septentrionalis* (Grun.) Rattray; *Thalassiosira lacustrus* var. *septentrionalis* (Grun.) Makar. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(hl)-mg, os, af, k; Тауйская губа, Охотское и Берингово моря, Аляска.

T. decipiens (Grun.) Jørg.; Диатомовые водоросли..., 1988. — *Coscinodiscus decipiens* Grun. Встречается в морском прибрежье, эстуариях крупных рек и континентальных водах, отмечается редко.

Oh(hl), os, af, b; Якутия, Чаунская низменность, Чукотский п-ов.

T. incerta Makar.; Диатомовые водоросли..., 1988; Генкал, 1997; Гусляков и др., 1992. Встречается преимущественно в опресненных участках морского прибрежья, реже в континентальных водах, отмечается редко.

Oh(hl)-mg, os, af, b; бас. Колымы, бассейн Тауйской губы.

T. leptopus (Grun.) Hasle et Fryxell; Диатомовые водоросли..., 1988. — *Coscinodiscus leptopus* Grun.; *C. lineatus* Ehr. Достаточно широко распространен в пределах Берингии, отмечается в прибрежье Берингова и Охотского морей.

Mg, os, af, k; Тауйская губа, устье р. Пенжина, Берингово и Охотское моря (прибрежье), Аляска (прибрежье).

Urosolenia eriensis (H. Sm.) Round et Crawf. var. eriensis Falu et al., 2000; Поповская и др., 2002. — *Rhizosolenia eriensis* H. Sm. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии, встречается в стоячих и медленно текучих мезотрофных водах, отмечается в планктоне крупных озер, нечасто.

Og(gb), os, cn-af, k; Якутия, бас. Тауйской губы, бас. Колымы, Чаунская низменность.

U. eriensis var. *morsa* (W. et G. West) Bukht.; Bukhtiyarova, 1999. — *Rhizosolenia eriensis* var. *morsa* W. et G. West. В азиатском секторе Берингии встречается нечасто, отмечается в планктоне крупных озер, иногда вместе с типовой формой.

Og(in), os, af, k; Якутия, бас. Колымы, Чаунская низменность.

Большинство выявленных для Берингии диатомовых водорослей пор. *Centrales* широко распространены в водоемах Земного шара: почти 70 % из них по всему миру, около 25 % характеризуются как бореальные виды, о распространении остальных известно мало. Около 20 % обнаруженных таксонов можно считать обычными для данного региона. Почти 55 % достаточно редки в водоемах Берингии. Из них *Acanthoceras zachariasii*, *Aulacoseira baicalensis*, *A. lirata* var. *biseriata*, *A. perglabra*, *Chaetoceros elmorei*, *Coscinodiscus bergii*, *Cyclostephanos tholiformis*, *Cyclotella ambigua*, *C. antiqua* var. *labynkyrensis*, *C. arctica* , *C. caspia*, *C. delicatissima*, *C. gamma*, *C. michiganiana*, *Orthoseira dendrophila*, *O. dickiei*, *Puncticulata bodanica* var. *jacutica*, *Stephanodiscus makarovae*, *S. parvus*, *S. pseudoexcentricus*, *S. vestibulis* обнаружены лишь однажды или не надежны в водоемах азиатского сектора Берингии. В целом, представители пор. *Centrales* отличаются широким экологическим спектром и способны заселить самые разнообразные биотопы, однако чаще всего они достигают заметной численности в горных маломинерализованных олиготрофных водоемах с нейтральным pH или в мезотрофных озерах речных долин, характеризующихся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 127 с.

Генкал С. И. Новые данные по морфологии и таксономии *Cyclotella kuetzingiana* var. *planetophora* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 40—43.

Генкал С. И., Харитонов В. Г. Cyclotella arctica (*Bacillariophyta*) — новый вид из оз. Эльгыгытгын (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 69—73.

Гусляков Н. Е., Закордонец О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. Киев, 1992. 112 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Отв. ред. И. В. Макарова. Вып. 1. Л., 1988. 116 с.; Вып. 2. СПб., 1992. 125 с.

Диатомовый анализ / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., 1949. Кн. 2. 238 с.; 1950. Кн. 3. 398 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли. М., 1951. 620 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4).

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

Орлова Т. Ю., Шевченко О. Г., Гогорев Р. М. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 52—58.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. Новосибирск, 2002. 168 с.

Харитонов В. Г. К флоре диатомовых водорослей Северо-востока Азии (бас. р. Анадырь). Магадан, 1989. 70 с. Деп. ВИНИТИ 03.08.89. № 5251-В89.

Харитонов В. Г. К флоре диатомовых водорослей Северо-востока Азии (бас. р. Колыма). Магадан, 1991. 106 с. Деп. ВИНИТИ 01.03.91. № 908-В91.

Харитонов В. Г. Представители подпорядка *Monoraphineae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии. Магадан, 1999. 47 с. Деп. ВИНИТИ 17.03.99. № 834-В99.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли Берингии (сем. *Eunotiaceae*). Магадан, 2001а. 49 с. Деп. ВИНИТИ 06.03.01. № 584-В2001.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 4. С. 53—61.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли Берингии (*Bacillariaceae* Ehr., *Epithemiaceae* sensu Karsten, *Surirellaceae* Kütz.). Магадан, 2002. 231 с. Деп. ВИНИТИ 24.12. № 2233-В2002.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли Берингии (*Centrales*, *Fragilariaceae*). Магадан, 2004. 258 с. Деп. ВИНИТИ 05.03.2004 г. № 398-В2004.

Bukhtiyarova L. Diatoms of Ukraine Inland waters. Kiev, 1999. 133 p.

Cleve-Euler A. New contributions to the diatomaceous flora of Finland // Ark. Bot. 1915. Vol. 14. P. 1—81.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // K. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm. 1951. Bd 2. N 1. 161 S.

Cumming B. F., Wilson S. E., Hall R. L., Smol J. P. Diatoms from British Columbia (Canada) Lakes and their relationship to salinity, nutrients and other limnological variables. Berlin; Stuttgart, 1995. 207 p.

Falu M. A., Allaire N., Pienitz R. Freshwater Diatoms from northern Québec and Labrador (Canada). Species — environment relationships in lakes of boreal forest, forest-tundra and tundra regions // Bibl. Diatom. Bd 45. 2000. 200 p.

Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res. 2002. Vol. 17 (1). P. 1—139.

Hartley B. A Check-list of the freshwater, brackish and marine diatoms of the British Isles and adjoining coastal waters // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1986. Vol. 66. P. 531—610.

Hein M. K. Flora of Adak Island, Alaska: *Bacillariophyceae* (Diatoms). 1990. 133 P.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: *Bacillariophyceae* (Diatoms). London, 1964. 317 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3 Teil: *Centrales*; *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae.* (Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2). Stuttgart, Jena, 2000. 599 p.

Manguin E. Contribution à la flore diatomique de l'Alaska: Lac Karluk, especes critiques ou nouvelles // Rev. Algol. Nouv. Ser. 1960. Vol. 5. P. 266—288.

Poulin M., Hamilton P. B., Proulx M. Cataloque des alques d'eau douce du Quebec, Canada // Canad. Field-Natural. 1995. Vol. 109. P. 27—110.

Van Heurck H. Synopsis des Diatomées de Belgique. Atlas. (1880—1885).

Witkowsky A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of marine coasts // Iconogr. Diatomol. Vol. 7. 2000. 925 p.

SUMMARY

101 species and infraspecific taxa of *Centrales* (*Bacillariophyta*) found in the waterbodies of Beringia are listed.

УДК 561.26 (4)

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© Н. И. Стрельникова,[1] Е. Фортанье,[2] Д. П. Коциолек[2]

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ *AULACODISCUS KELLERII* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. STRELNIKOVA, E. FOURTANIER, J. P. KOCIOLEK.

NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF *AULACODISCUS KELLERII* (*BACILLARIOPHYTA*)

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб. 7/9
e-mail: diatomspb@mail.ru
[2] Калифорнийская академия наук, Сан-Франциско, США
e-mail: efourtanier@calacademy.org

Поступила 16.06.2004

Получены новые данные по строению створок *Aulacodiscus kellerii* Pant. Выяснено, что f. *fasciculatus* Sheshuk. et Gleser не является самостоятельной формой. Строение створок и серповидная форма внутренних отверстий двугубых выростов отличают *A. kellerii* от известных групп *Aulacodiscus*, что позволяет высказать предположение о выделении его в самостоятельную группу.

Ключевые слова: *Aulacodiscus kellerii*, *Bacillariophyta*, морфология, СЭМ.

Род *Aulacodiscus* Ehr. объединяет около 250 видов, как, большей частью, вымерших, так и ныне существующих в прибрежном планктоне тропических и умеренных вод. Морфология видов *Aulacodiscus* привлекала внимание многих исследователей (Ross, Sims, 1970; Sims, Holmes, 1983; Hendey, Sims, 1984; Round et al., 1990) и к настоящему времени около 30 видов изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

A. kellerii Pantoscek описан из эоценовых отложений Поволжья, в районе г. Кузнецка. Возраст отложений автором не указан. F. Hustedt в Атласе A. Schmidt (1944, Taf. 456, fig. 5, 6) приводит изображения вида из отложений Харьковской губернии (фиг. 5) и района Кильской бухты у г. Хейлигенхавн (фиг. 6). Позднее, при изучении эоценовых отложений Украины, В. С. Шешукова-Порецкая и З. И. Глезер (1964) описали новую форму *A. kellerii* f. *fasciculatus* Sheshuk. et Gleser, отличающуюся расположением ареол и наличием шипиков на загибе створки. Эта форма отмечена Глезер и др. (1965) в отложениях киевской свиты бассейна р. Сев. Донец в районе сел Староверовка и Большая Бабка и пос. Чугуев Харьковской обл. На присутствие *A. kellerii* f. *fasciculatus* в стратотипических разрезах тишкинской свиты (средний эоцен) и касьяновской свиты (поздний эоцен) указывала А. П. Палатная (1976а, б). Эта форма встречена в отложениях тишкинской свиты в районе ст. Кантемировка Воронежской обл. (Федорищенко, 1984).

Характерной чертой рода считается строение двугубых выростов, которые открываются наружу массивной трубкой, а на внутренней поверхности имеют вид подковообразной щели с утолщенными краями. Ниже приводится описание морфологии *A. kellerii* Pantoscek, строение створок которого отличается от строения большинства видов рода, изученных с помощью СЭМ.

Материал и методика

Материалом для работы послужили следующие образцы:

1. Обр. 32 (тишкинская свита, средний эоцен), из разреза у ст. Кантемировка (Россия, Воронежская обл.), колл. Стрельниковой Н. И.
2. Обр. 74163 (киевская свита, средний—поздний эоцен), из разреза у с. Староверовки (Украина, Харьковская обл.), колл. Ольштынской А. П.

3. Препарат CAS660035, г. Кузнецк, из коллекции диатомовых водорослей Калифорнийской академии наук, Сан-Франциско, США.

Образцы изучались с использованием светового микроскопа (СМ) Leica DMRB и СЭМ LEO1450VP в Калифорнийской академии наук.

Результаты и обсуждение

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что *A. kellerii* отличается от большинства изученных с помощью СЭМ видов *Aulacodiscus* коротко-цилиндрической формой панциря, плоской или слегка вогнутой лицевой частью створки, серповидной формой внутреннего отверстия двугубого выроста.

Была предпринята попытка разделить виды *Aulacodiscus* на группы, не придавая им пока таксономического статуса (Strelnikova et al., 2004). *A. kellerii* по наличию пороидных ареол, конической форме наружных отверстий двугубых выростов, отсутствию буллул находится ближе всего к *A. acutus* Rattray из I группы, объединяющей также *A. lahusenii* Witt и *A. septus* A. Schmidt.

Согласно Шешуковой и Глезер (1964), f. *fasciculatus* отличается от типовой «более правильным радиальным расположением ареол, собранных в пучки, и наличием шипиков на загибе створки» (стр. 87). Данные СЭМ показывают, что правильное расположение ареол (фораменов) наблюдается на внутренней поверхности створки, а «шипики» на загибе — это выступающие в профиль утолщенные участки. Оба эти признака, по данным изучения в световом микроскопе, были приняты как таксономически значимые.

Aulacodiscus kellerii Pantoscek, 1903 : 104, Taf. 5, Fig. 77, 78. — *A. kellerii* f. *fasciculatus* Sheshuk. et Gleser (Шешукова, Глезер, 1964 : 86, табл. 3, фиг. 1, 2).

Панцирь — коротко-цилиндрический, створки круглые, 60—165 мкм в диам., с высоким вертикальным загибом, до 20 мкм выс., центральная часть створки плоская или слегка вогнутая. Гиалиновый край створки широкий, слегка выпуклый, занимает почти 1/4 радиуса створки. Структура створки из мелких пороидных ареол, в радиальных рядах, сгруппированных в пучки, разделенных утолщенными гиалиновыми участками. 3—4 утолщенных участка в виде полос идут от центра створки к краю и делят створку соответственно на 3 или 4 сектора. Гиалиновые участки и полосы между ареолами образуют довольно грубую сеть, которая продолжается на загибе. При некоторых положениях створок утолщенные участки на границе лицевой части и загиба выглядят как шипики. В ячеях сети располагаются ареолы, 4—5 ареол в ряду, 5—6 рядов ареол в 10 мкм. На внутренней поверхности створки утолщенные участки отсутствуют, а гиалиновые промежутки между ареолами и гиалиновые полосы отчетливы, между ними хорошо видны радиальные ряды фораменов. 3—4 двугубых выроста находятся по краю створки на конце гиалиновых полос. На наружной поверхности створки они имеют коническую форму. На внутренней поверхности створки двугубые выросты открываются серповидной щелью со слегка утолщенными краями (табл. I, *1—6*; табл. II, *1—6*).

Вид встречен в отложениях среднего—позднего эоцена Украины и России.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-48711) и Diatom Collection Калифорнийской академии наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И., Зосимович В. Ю., Клюшников М. Н. Диатомовые водоросли палеогеновых отложений бассейна р. Сев. Донец и их стратиграфическое положение // Палеонтолог. сб. 1965. Вып. 2. С. 73—87.

Палатная А. П. Диатомовые водоросли стратотипического разреза тишкинской свиты // Геолог. журн. 1976а. Т. 36. Вып. 4. С. 144—147.

Палатная А. П. Новые данные о диатомовых водорослях стратотипического разреза касьяновской свиты // Геолог. журн. 1976б. Т. 36. Вып. 2. С. 148—151.

Шешукова-Порецкая В. С., Глезер З. И. Новые виды морских палеогеновых диатомовых водорослей УССР // Новости систематики низших растений. 1964. С. 78—92.

Федорищенко Т. Г. Палеогеновые диатомовые водоросли Воронежской, Харьковской и Ростовской областей. 1984. Дипломная работа; хранится на кафедре ботаники СПбГУ (рукопись).

Hendey N. I., Sims P. A. Aulacodiscus barberi spec. nov. and *Aulacodiscus longicornis* Barker et Meakin (*Bacillariophyceae*), two closely related Eocene species // Microscopy. Vol. 35. 1984. P. 124—133.

Pantoscek J. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Bacillarien Ungarns. Teil II. Brackwasser bacillarien. Anhang: Analyse des marine Depôts von Bory, Bremia, Nagy-Kürtös in Ungarn; Ananino and Kuznetzk in Russland. Berlin. 1903. 122 S. (Second Edition).

Ross R., Sims P. A. Studies of *Aulacodiscus* with the scanning electron microscope // Nova Hedwigia. 1970. Beih. 31. S. 49—88.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridg, 1990. 747 p.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig, 1874—1959.

Sims P. A., Holmes R. W. Studies on the «kittonii» group of *Aulacodiscus* species // Bacillaria. 1983. Vol. 6. P. 267—292.

Strelnikova N. I., Fourtanier E., Kociolek J. P. Morphological studies of *Aulacodiscus* species from the «Russian collection» of the California Academy of Sciences // Diatom Res. 2004. Vol. 19. N 2. P. 283—310.

SUMMARY

New data on the morphology of *Aulacodiscus kellerii* valves were received with SEM, the f. *fasciculatus* was abolished in the result of the study. Specific characters of valves indicate that *A. kellerii* belongs to a separate group of *Aulacodiscus*.

УДК 582.734.4 (470) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© Н. В. Миронова

ВИДЫ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

N. V. MIRONOVA. THE GENUS *ROSA* SPECIES (*ROSACEAE*) OF ROSTOV REGION

Ботанический сад Ростовского государственного университета
344041 Ростов-на-Дону, ул. Лесопарковая, 30 «А»
Тел./Факс (8632) 67-52-64
E-mail: botsadrgu@rnd.runnet.ru.
Поступила 23.07.2003
Окончательный вариант получен 15.04.2004

Приведен перечень 40 видов рода *Rosa* Ростовской обл., среди них 6 новых и 11 редких для области.

Ключевые слова: *Rosa*, виды, Ростовская обл.

В настоящей статье обобщены результаты критического изучения видов рода *Rosa* L. (роза, шиповник) Ростовской обл. Специального изучения видового состава роз на этой территории ранее не проводилось. Литературные сведения о произрастающих в области видах разрозненны и малочисленны. С. В. Юзепчук (1941) и В. Г. Хржановский (1958) приводят 4 вида, встречающихся в Ростовской обл.:

R. canina L., *R. corymbifera* Borkh., *R. balsamica* Bess. (как *R. klukii* Bess. и *R. fedoseevii* Chrshan.) и *R. majalis* Herrm.

В «Определителе...» С. С. Станкова и В. И. Талиева (1949) для Ростовской обл. указывается 6 видов шиповника: *R. majalis*, *R. caesia* Smith, *R. balsamica* (*R. klukii*), *R. uncinella* Bess., *R. jundzillii* Bess., *R. villosa* L. (как *R. mollis* Smith). Из них 3 последних вида не были включены в более позднее издание «Определителя...» (Станков, Талиев, 1957), но как показали наши исследования, они на территории области произрастают.

О. Н. Дубовик (1966, 1967) на основании сборов И. Ф. Шмальгаузена конца XIX в. и своих находок приводит для Ростовской обл. 11 видов роз: *Rosa lapidosa* Dubovik (*R. corymbifera* Borkh.), *R. lupulina* Dubovik, *R. lonaczevskii* Dubovik (*R. andegavensis* Bast.), *R. tesguicola* Dubovik (*R. dimorpha* Stev. ex Bess.), *R. talijevii* Dubovik (*R. grossheimii* Chrshan.), *R. chrshanovskii* Dubovik (*R. jundzillii* Bess.), *R. homoacantha* Dubovik, *R. simplicidens* Dubovik (*R. porrectidens* Chrshan. et Laseb.), *R. pygmaea* Bieb., *R. schistosa* Dubovik и *R. subpygmaea* Chrshan. Заметим, что названия видов, описанных Дубовик, синонимизируются в настоящее время (Бузунова, 2001) с названиями, стоящими в скобках.

Наиболее полная региональная сводка «Флора Нижнего Дона» (1984) содержит 8 видов рода *Rosa*: *R. canina*, *R. corymbifera*, *R. caesia*, *R. gorenkensis* Bess., *R. glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr., *R. majalis*, *R. klukii* (*R. balsamica*) и *R. rebiginosa* L. В сводке «Флора Восточной Европы» И. О. Бузунова приводит для Нижнего Дона еще 9 видов, ранее не указанных в литературе: *R. podolica* Tratt., *R. sherardii* Davies, *R. subpomifera* Chrshan., *R. chomutoviensis* Chrshan. et Laseb., *R. caryophyllacea* Bess., *R. antonovii* (Lonacz.) Dubovik, *R. agrestis* Savi, *R. donetzica* Dubovik и *R. livescens* Bess.

Таким образом, в литературных источниках для территории области приведено 29 видов шиповника. Большинство из них известны из единичных местонахождений.

Во время экспедиций по области (начиная с 1979 г.), организованных Ботаническим садом Ростовского государственного университета, был собран гербарный материал (свыше 2000 листов). Была изучена также коллекция гербария кафедры ботаники Ростовского университета (RV). В результате наших исследований было описано 5 новых для науки видов — эндемиков Северного Приазовья: *R. pinnatifolia* Mironova, *R. microdenia* Mironova (Миронова, 1994), *R. tanaitica* Mironova, *R. kurganica* Mironova (Миронова, 2000), *R. rammiorum* Mironova (Миронова, 2002). Были выявлены 6 новых для области видов и новые местонахождения 11 редких для данной территории шиповников. По нашим данным, в Ростовской обл. встречается 40 видов шиповника.

Ростовская обл. расположена в степной зоне Евразии. Климат ее территории жаркий (сумма активных температур 3039), засушливый (коэффициент увлажнения 0.53), средняя годовая температура воздуха составляет 6.7 °С, сумма осадков — 440 мм. По северу области распространены супесчаные почвы, а растительность представлена богаторазнотравно- и разнотравно-дерновиннозлаковой степью. Ближе к югу количество лугово-степных видов убывает, а растительность становится кальциефильной (из-за повышения карбонатности почв).

В Ростовской обл. широко распространены шиповники, относящиеся к секции *Caninae* DC., а также к секциям *Cinnamomeae* DC. и *Rosa* (= sect. *Gallicanae* DC.). Они произрастают на разных типах почв и встречаются в основном на неудобьях: балках, надпойменных террасах, на выходах коренных пород. Тем не менее, многие виды дикорастущих роз приурочены к определенным почвам: на разных субстратах формируется свой специфический состав видов. Так, шиповники из секции *Cinnamomeae* произрастают в северных и центральных районах области. Некоторые представители секции *Caninae* из подсекций *Vestitae* Christ и *Coriifoliae* Chrshan. также преимущественно распространены на севере области и почти не встречаются в ее южной половине. Как правило, они приурочены к нейтральным почвам. Многие шиповники этих секций являются мезофитами и ксеромезофитами и плохо приспособлены к суровому режиму водоснабжения, который усиливается на кальциефильных почвах на юге области. Напротив, виды из секции *Rosa* растут преимущественно на мелах, а наиболее распространенная в области группа шиповников из секции *Caninae* подсекции *Rubiginosae* Crep. встречается преимущественно на почвах с подстилающими известняковыми породами и обнажениях известняка.

Климатические и эдафические факторы способствуют созданию экстремальных условий для многих шиповников. Очень часто высокие летние температуры замедляют на 2—3 недели и более окрашивание гипантиев по сравнению с более благоприятными годами, а при резкой нехватке влаги на них появляются солнечные ожоги в виде коричневых пятен; у более мезофильных видов иногда наблюдается засыхание недозревших плодов и части ветвей. У большинства видов происходит летний листопад, когда сбрасывается до 50—80 % листвы. По Ростовской обл. проходит восточная граница ареалов большинства видов роз, не выживающих в более жестких климатических условиях. Таким образом, климатический фактор, так же как и эдафические условия, способствовали формированию группы ксероморфных шиповников, приспособленных, в своем большинстве, к повышенной кальцефильности почв.

Ниже в алфавитном порядке приводится список видов шиповников, их распространение и степень встречаемости. Редко встречающиеся виды рекомендуются нами для внесения в проект Красной Книги. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Виды, впервые указанные для исследуемой территории, обозначены звездочкой, а виды, редко встречающиеся, — значком «#».

При цитировании местонахождений видов, собранных автором фамилия коллектора опущена.

R. agrestis Savi. Изредка встречающийся в области вид. Верхнедонской р-н, окр. хутора Провальского, 18 VIII 2000, С. Ломакин; Боковский р-н, окр. хутора Заречного, он же; Белокалитвенский р-н, окр. сел. Синегорского, прав. берег р. Северский Донец, склон балки, 8 VII 1982, А. Сердюков; Куйбышевский р-н, сел. Криничный Луг, балка Широкая, 27 VII 1994; Октябрьский р-н, Персиановская степь, 1 VII 1987.

**R. adenodonta* Dubovik. Новый для области вид. Растет как на карбонатных, так и нейтральных почвах чаще по увлажненным местам. Куйбышевский р-н, окр. сел. Петрополия, надпойменная терраса, 29 VI 1988; там же, окр. сел. Лысогорка, дно балки, чернозем, 29 VI 1993; там же, Кринично-Лугский, балка Широкая, 26 VI 1994; Мясниковский р-н, окр. хутора Недвиговка, балка Каменная, 16 VI 1987; Матвеево-Курганский р-н, окр. г. Матвеев Курган, Воронова гора, 29 VI 1988.

R. andegavensis Bast. Редко, во всех районах области на суглинках, супесях, известняках.

#*R. antonovii* Dubovik. Редкий для области вид, известен из нескольких местонахождений. Белокалитвенский р-н, прав. берег р. Калитвы, окр. сел. Литвиновка, Филькина балка, 6 VI 1983, А. Сердюков; Куйбышевский р-н, окр. сел. Лысогорка, днище балки, 10 IX 1997; Верхнедонской р-н, окр. хутора Провальского, на каменистом склоне балки Провальской, 18 VIII 2000, С. Ломакин.

R. balsamica Bess. Рассеянно по всей области. Растет обычно на суглинках и черноземах, реже на супесях и изредка на меловых почвах, преимущественно на увлажненных местах, редко по сухим остепненным склонам.

R. caesia Smith. Редко, по увлажненным почвам с гумусным слоем. Боковский р-н, окр. хутора Конькова, балка Глухая, 14 VIII 1999, С. Ломакин; там же, хутор Дуленков, пойма р. Крутой, опушка, терновник, 12 VIII 1999, он же; Аксайский р-н, окр. хутора Б. Мишкина, дно балки, 6 VIII 1994.

R. canina L. Встречается изредка во многих районах на слабокарбонатных и нейтральных почвах. В южной половине области приурочен к увлажненным участкам.

R. caryophyllacea Bess. Один из наиболее распространенных в области видов. Растет как на нейтральных, так и карбонатных почвах, в том числе и на мелах, наиболее часто встречается на известняковых почвах.

R. chomutoviensis Chrshan. et Laseb. Рассеянно по всей области. Растет по сухим и влажным местам на карбонатных и нейтральных почвах.

R. corymbifera Borkh. Нередко в северных и центральных районах, южнее встречается реже, на суглинках, супесях, изредка на карбонатных почвах с подстилающими породами из известняка.

R. dimorpha Stev. ex Bess. Довольно часто во всех районах области, как на нейтральных, так и карбонатных почвах и выходах коренных пород.

#*R. donetzica* Dubovik. Редкий вид. В области отмечен на меловых почвах вдоль р. Дон, известен из двух местонахождений в Шолоховском р-не: ст. Вешенская, по меловым обнажениям, 5 VIII 1942, Е. Кравцова; между хуторами Ольшанским и Белогорским, крутой меловой склон, 11 IX 1999, С. Ломакин.

**R. dumalis* Bechst. Впервые отмечен для области, довольно редко. Усть-Донецкий р-н, окр. сел. Почтовое, терраса, 9 VII 1982, А. Сердюков; Куйбышевский р-н, окр. сел. Заречного, 23 VII 1993; там же окр. сел. Куйбышево, 22 VII 1993; Аксайский р-н, хутор Б. Лог, склон остепненной балки, 8 X 1987.

R. glabrifolia C. A. Mey. ex Rupr. Изредка, в северной половине области, в южной не отмечен. Вдоль рек, по понижениям, на опушках байрачных и пойменных лесов.

#*R. gorenkensis* Bess. Редкий для области вид. Обнаружен в Боковском районе: хутор Евлантьев, 4 км на юго-вост. от ст. Боковской, лев. берег р. Чир на открытом месте, 10 VIII 2000, С. Ломакин; хутор Коньков, балка Глухая, на дне среди терновника, 3 VIII 2000, он же.

R. grossheimii Chrshan. Изредка, на сухих остепненных склонах, по меловым почвам и обнажениям.

#*R. homoacantha* Dubovik. Редкий в области вид. Миллеровский р-н, сел. Ольховый Рог, надпойменная терраса, 25 VI 1980, А. Сердюков; там же окр. сел. Тернового, около плотины, склон балки, глина, 27 V 1983, он же; Мясниковский р-н, окр. сел. Петровка, осыпь, 3 VII 1987.

R. jundzillii Bess. Рассеянно по всей области, преимущественно на меловых почвах и обнажениях. Встречается также на супесях и изредка на суглинках.

**R. kalmiussica* Chrshan. et Laseb. Новый для области вид, широко распространен во всех районах, встречается преимущественно на меловых почвах, ракушечниках и единично на супесях и черноземах.

R. kurganica Mironova. Широко распространен на юге области, в северной половине встречается реже, обычно на увлажненных, гумусных почвах.

#*R. livescens* Bess. Известен из одного местонахождения: Мальчевский р-н, Донецкий лесхоз, Мальчевское лесничество, Лесково урочище, 16 VII 1962, Д. Кукиенко (определила И. О. Бузунова).

R. lupulina Dubovik. Изредка во всех районах, вдоль рек, по опушкам байрачных лесов, по остепненным склонам. На карбонатных почвах по увлажненным местам.

**R. maeotica* Dubovik. Новый для области вид. Один из наиболее широко распространенных в области шиповников, растет на супесях, суглинках, ракушечниках и меловых почвах, имеющих гумусный горизонт.

R. majalis Herrm. Довольно часто в северной половине области, в южной не отмечен. Растет вдоль рек, по понижениям, на опушках байрачных и пойменных лесов.

R. microdenia Mironova. Рассеянно по всей области, на карбонатных и нейтральных почвах. Образует густые куртины из высоких растений до 1.5 м выс. на хорошо увлажненных гумусных почвах и представлен карликовыми корнеотпрысковыми особями на высококарбонатных мелкоземах.

**R. parviuscula* Chrshan. et Laseb. Новый для области вид. Верхнедонской р-н, Боковский р-н, окр. хутора Астахова, склон балки Кривая, 28 VIII 1999, С. Ломакин; там же, окр. ст. Мещеряковской, верхняя часть меловой горы, 18 VIII 2000, он же; Красносулинский р-н, окр. хутора Аникина, верхняя часть склона балки, 14 VI 1995; Куйбышевский р-н, окр. сел. Лысогорка 5 VIII 1985; там же, окр. хутора Скелянского, каменистый склон, 23 VI 1993; Октябрьский р-н, напротив сел. Ягодинка, склон балки Осиповская, суглинок, 9 IX 1987; Мясниковский р-н, напротив хутора Несветай, надпойменная терраса, остепненный склон, 12 VI 1987.

#*R. pinnatifolia* Mironova. Редкий для области вид. Известно два местонахождения (в Белокалитвенском и Неклиновском районах). Этот шиповник рассматривается И. О. Бузуновой (2001 : 361) как гибрид *R. agrestis* и *R. canina*, и отнесен в синонимы к *R. agrestis*, с чем мы не можем согласиться. Морфологически *R. pinnatifolia* немного похожа на *R. agrestis*, однако ее молочно-белые цветки более крупные, чем у *R. agrestis*, достигают 6 см в диам., а не 4—5 см, тычинки численностью 110—120 шт. (а не 60—80), очень крупные, до 1.5 см дл., многочисленные шипы беспорядочно расположены на стеблях. Более раннее (на 2—3 недели) цветение, а также более высокая корнеотпрысковость по сравнению с *R. agrestis* свидетельствует о длительности развития *R. pinnatifolia* в степной зоне.

Маловероятной нам представляется версия о происхождении рассматриваемого вида путем гибридизации *R. agrestis* с *R. canina*. Листочки *R. pinnatifolia* покрыты железистыми трихомами с обеих сторон, и лишь верхние, позже развивающиеся листья, имеют железки только с нижней стороны. При гибридизации с гололистной *R. canina* железистость листочков у *R. pinnatifolia* должна была бы уменьшаться, а не усиливаться. Скорее, гибридизация могла бы иметь место у *R. agrestis* с *R. caryophyllacea*, у которой наблюдается такое же развитие железистости на листочках. Однако у всех этих предполагаемых родителей *R. pinnatifolia* не наблюдается простых волосков на рахисе, а также не отмечено и высокой корнеотпрысковости.

R. podolica Tratt. Изредка по остепненным склонам на нейтральных и слабокарбонатных почвах.

#*R. porrectidens* Chrshan. et Laseb. Известен из одного местонахождения: Куйбышевкий р-н, окр. сел. Лысогорка, меловой остепненный склон, 10 IX 1997.

#*R. pygmaea* Bied. Редко, на сухих остепненных склонах. Низкий кустарник, не превышающий 30—40 см выс. Миллеровский р-н, окр. сел. Тернового, глина, 27 V 1983, А. Сердюков; Красносулинский р-н, правый берег р. Кундрючья, 1.5 км ниже по течению от хутора Дудкино, 15 VII 1983, он же; Мясниковский р-н, напротив сел. Несветай, 12 VI 1987; Куйбышевский р-н, окр. сел. Лысогорка, балка Мостовая, 3 VI 1998.

R. rammiorum Mironova. Широкораспространенный в области вид. На сухих остепненных склонах, на суглинках, супесях, на карбонатных почвах и выходах коренных пород.

R. rubiginosa L. Рассеянно по всей области, преимущественно на известняковых почвах, реже на меловых и суглинках, по остепненным склонам.

#*R. schistosa* Dubovik. очень редкий для области вид. Октябрьский р-н, напротив хутора Ягодинка, балка Осиповская, правый берег р. Кадамовка, глина, 10 IX 1987; Куйбышевский р-н, окр. сел. Лысогорка, балка Мостовая, 25 IX 1990.

#*R. sherardii* Davies. Редкий вид, отмечен в северо-восточной части области, на границе с Волгоградской обл. Боковский р-н, хутор Свиридов, сырой луг у р. Чир, 24 VI 2000, С. Ломакин; там же, хутор Дуленков, левый берег р. Кривая близ устья, 1 VIII 2000, он же; там же, между хуторами Земцова и Вербовкой, левый берег р. Вербовка, 18 VIII 2000, он же; там же, хутор Евлантьев, левый берег р. Чир, 10 VIII 2000; Советский р-н, пойма р. Чир, окр. станицы Советской, 11 IX 2000.

R. subpomifera Chrshan. Широко распространен по всей области, но чаще встречается в северной половине, тяготеет к меловым почвам, но произрастает и на суглинках, супесях, известняках, имеющих гумусный горизонт. На выходах коренных пород приобретает карликовый рост.

R. subpygmaea Chrshan. Рассеянно во всех районах, растет как на карбонатных, так и нейтральных почвах и обнажениях. В природе достигает 1 м выс.

R. tanaitica Mironova. Рассеянно почти во всех районах. Широко распространен на суглинках с подстилающей породой из известняка, реже встречается на черноземах, единично на супесях и не отмечен на меловых почвах.

**R. tomentosa* Smith. Новый и редкий для области вид, известен из единственного местообитания: Шолоховский р-н, окр. хутора Альшанского, Лог Первый, щебень с мелом, 2 IX 2000, С. Ломакин.

R. uncinella Bess. Изредка во всех районах, чаще в северной половине области. На супесях, суглинках, карбонатных почвах.

R. villosa L. Изредка в северной половине области и очень редко южнее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузунова И. О. Род Роза, шиповник — *Rosa* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 329—361.

Дубовик О. Н. Новые виды рода *Rosa* L. флоры Донецкого кряжа и северного Приазовья // Новости систематики высших растений. Л., 1966. Т. 3. С. 151—181.

Дубовик О. Н. Новые данные о флоре Донецкой, Луганской и Ростовской областей // Тез. докл. первой Ростовск. областн. научно-теоретической конф. молодых ученых и специалистов. Ростов-на-Дону, 1967. С. 71—73.

Миронова Н. В. Два новых вида *Rosa* (*Rosaceae*) из Ростовской области // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 112—114.

Миронова Н. В. Новые виды *Rosa* (*Rosaceae*) из Ростовской области // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 110—112.

Миронова Н. В. Критические заметки о некоторых видах рода *Rosa* (*Rosaceae*) из Ростовской области // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 112—116.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1151 с.

Станков С. С., Талиев В. И. Род *Роза* — (Rosa L.) // Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. 2. М., 1957. 741 с.

Флора Нижнего Дона (определитель) / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1984. Ч. 1. 279 с.

Хржановский В. Г. Розы. Филогения и систематика. М., 1958. 497 с.

Юзепчук С. В. Род Роза (шиповник) — *Rosa* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 675—689.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

The information about *Rosa* L. species of Rostov Region is presented. The data on 9 new and 12 rare species are given in more detail.

УДК 581.9 (470.23)
Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© Е. А. Чубарь

ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

E. A. TCHUBAR. RESULTS OF THE FLORA INVENTORY ON ISLANDS OF THE FAR EAST STATE MARINE RESERVE

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 31-09-00
E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

Поступила 12.11.2002
Окончательный вариант получен 24.06.2004

Флора островов Дальневосточного государственного морского заповедника (ДВГМЗ) содержит 860 видов сосудистых растений (806 аборигенных и 54 заносных). Характеризуется как контрастная флора, содержащая остаточное несколько обедненное собственно маньчжурское ядро флоры, элементы флор умеренно-теплового пояса, комплекс прибрежно-морских видов, элементы аридных полукустарниковых, петрофильно-травянистых, интразональных лугово-болотных комплексов. Удельный уровень видового богатства островов составляет 387.7 видов на 1 км^2. Приведены результаты сравнения флор ДВГМЗ, заповедников «Кедровая падь» и «Уссурийского».

Ключевые слова: сравнительная флористика, флора, видовое богатство, острова, заповедники, Дальний Восток России.

Флора островов Дальневосточного государственного морского заповедника (ДВГМЗ) составляет важную часть флористического разнообразия Приморского края. На его территории,[1] общей площадью немногим более 1000 га, произрастает около 40 % от числа аборигенных видов сосудистых растений, зарегистрированных в крае (Харкевич, 1994) и в Уссурийском флористическом районе (Безделев, 2002), причем ряд видов не представлен нигде более на российском Дальнем Востоке и в других регионах России.

Особую роль заповедник играет в охране видов прибрежного пояса (Конаков, 1947; Селедец, 1969) и сублиторали, линейная протяженность которых в ДВГМЗ составляет почти 1000 км, а также — в охране ряда субтропических видов, для которых острова и побережье залива Петра Великого являются своеобразными рефугиумами. Из числа особо охраняемых видов (Редкие..., 1981; Красная..., 1984; Красная..., 1988; Перечень..., 2002) в заповеднике произрастают 62 вида.

Конспект флоры сосудистых растений островов ДВГМЗ, составленный по опубликованным материалам (Горовой, Бойко, 1981; Куренцова, 1981; Селедец, Пробатова, 1981; Чубарь, 1991, 1992 а, б, 1994, 1996, 1998 а, б, 2001, 2002; Пробатова и др., 1998; Горовой и др., 1999; Недолужко, 2000; Чубарь, Недолужко, 2001) и гербарным сборам, хранящимся в коллекционном фонде заповедника, включает 860 видов сосудистых растений, относящихся к 406 родам и 116 семействам. Из них адвентивных видов — 54, родов и семейств, представленных только адвентивными видами, — 25 и 3 соответственно. При составлении конспекта были исключены ранее указываемые для заповедника 16 видов: *Actinidia giraldii*,[2] *Athy-*

---

[1] Территория заповедника включает острова Большой Пелис, Веры, Входные, Гильдебрандта, Де-Ливрона, Дурново, Максимова, Матвеева, Стенина, Фуругельма; мыс Островок Фальшивый; кекуры Бакланьи, Гильмерсена, Кентавр; камни Буй, Бутакова, Михельсона (не учитывается флора неохраняемой южной части о-ва Попова, также входящей в состав ДВГМЗ).

[2] Номенклатура таксонов соответствует сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996).

rium subspinulosum, *Chenopodium viride*, *Dryopteris buschiana*, *Peucedanum deltoideum*, *Tilia pelinensis* — в связи с отнесением в синонимы, а *Allium schoenoprasum*, *Astragalus schelichovii*, *Atriplex gmelinii*, *Linaria vulgaris*, *Thalictrum simplex*, *Scrophularia amgunensis*, *Scutellaria moniliorrhiza*, *Silene koreana*, *Sonchus brachyotus*, *Vicia sepium* — как виды, указания на нахождение которых не подтверждены гербарными материалами или как виды, неверно определенные.

Уточненный список существенно превышает (примерно на 150 таксонов) ранее приводимые для флоры заповедника данные (Куренцова, 1981; Семкин, Борзова, 1986; Чубарь, 1992; Пробатова и др., 2000). Это связано прежде всего с тщательным стационарным изучением флоры заповедника в последние годы и, отчасти, с учетом ряда сборов с островов ДВГМЗ, хранящихся в центральных и региональных гербариях.

Общая характеристика флоры

По уровню видового богатства острова ДВГМЗ вполне сопоставимы с соседними локальными флорами южного Приморья (флорами заповедников «Кедровая падь» и «Уссурийский») и значительно превышают равновеликие смежные территории побережья, где естественная растительность в значительной степени обеднена и трансформирована вследствие пожаров и чрезмерного выпаса (Коркишко, 1981, 1990; Чубарь, 2000).

Принимая во внимание определенную некорректность сравнения совокупной флоры группы островов и флор цельных территорий, мы тем не менее решили провести сравнительный анализ флор этих трех заповедников, рассматривая каждую из них как пробу флоры. Основанием для подобного сравнения могут служить прежде всего принадлежность их к одному флористическому району и подрайону и соответственно высокий процент общих видов, сопоставимое число видов во флорах, а также территориальная близость заповедников относительно друг друга (50—100 км).

Для «Кедровой пади» известно 912 видов растений, из них адвентивных — 67 (Коркишко, 2000), а для Уссурийского — 844 вида, в том числе 77 адвентивных и 9 интродуцированных видов (Безделева, Харкевич, 1978; Белая, 1983; Федина, 1985, 1990, 1994, 1997, 1998, 2000). При этом площадь заповедников составляет 17 897 и 40 432 га соответственно. Сравнительный анализ систематической структуры флоры трех заповедников показал, что существенные различия в величине территории и в составе флористических комплексов (= парциальных флор) (Юрцев, 1982, 1987) не слишком заметно отражаются на общей структуре флоры. Большинство процентных показателей флоры островов близки в целом к показателям сравниваемых флор (табл. 1). Во флоре ДВГМЗ, как и во флорах «Кедровой пади» и Уссурийского заповедника, преобладающее число видов относится к отделу *Magnoliophyta* (соответственно 95.04, 92.77 и 91.29 %), значительно меньшее число видов — к отделу *Polypodiophyta* (3.97, 5.21 и 6.20 %) и только незначительное число видов — к отделам *Equisetophyta* (0.37, 0.59 и 0.53 %), *Lycopodiophyta* (0.12, 0.47 и 0.79 %) и *Pinophyta* (0.62, 0.95 и 1.19 %). Варьирование процентных показателей для отдела *Magnoliophyta* незначительно, находится в пределах допустимых границ. Отделы же *Lycopodiophyta*, *Polypodiophyta* и *Pinophyta* играют более значительную роль во флорах континентальных заповедников, что связано с преобладанием в балансе их территории лесопокрытой площади и более стабильными условиями увлажнения.

ТАБЛИЦА 1

Количественное распределение таксономических единиц во флорах южного Приморья (ДВГМЗ — I, «Кедровая падь» — II, Уссурийский заповедник — III) и основные пропорции флор

Отделы и классы	Семейство		Род		Вид		Пропорции
	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %	абс. число	доля, %	(семейства : роды : виды)
Equisetophyta							
I	1	0.90	1	0.26	3	0.37	1 : 1 : 3
II	1	0.88	1	0.25	5	0.59	1 : 1 : 5
III	1	0.93	1	0.26	4	0.53	1 : 1 : 4
Lycopodiophyta							
I	1	0.90	1	0.26	1	0.12	1 : 1 : 1
II	3	2.65	3	0.74	4	0.47	1 : 1 : 1.33
III	3	2.78	3	0.78	6	0.79	1 : 1 : 2
Polypodiophyta							
I	12	10.81	22	5.79	32	3.97	1 : 1.83 : 2.67
II	14	12.39	31	7.598	44	5.21	1 : 2.21 : 3.14
III	15	13.89	32	8.29	47	6.20	1 : 2.13 : 3.13
Pinophyta							
I	2	1.80	4	1.05	5	0.62	1 : 2.0 : 2.5
II	3	2.65	6	1.47	8	0.95	1 : 2.0 : 2.67
III	3	2.78	5	1.295	9	1.19	1 : 1.67 : 3.0
Magnoliophyta							
I	95	85.59	352	92.89	766	95.04	1 : 3.71 : 8.06
II	92	81.42	367	89.95	783	92.77	1 : 3.99 : 8.52
III	86	79.63	344	89.12	692	91.29	1 : 4.0 : 8.05
В том числе: *Magnoliopsida*							
I	74	67.27	280	73.95	578	71.71	1 : 3.78 : 7.81
II	74	66.09	291	71.32	607	71.92	1 : 3.93 : 8.20
III	70	65.45	275	71.24	513	67.68	1 : 3.93 : 7.33
Liliopsida							
I	21	18.92	72	18.95	189	23.45	1 : 3.43 : 9.0
II	18	15.93	76	18.63	176	20.85	1 : 4.22 : 9.78
III	16	14.81	69	17.88	179	23.61	1 : 4.31 : 11.19
Всего							
I	111	100.00	380	100.00	806	100.00	1 : 3.42 : 7.26
II	113	100.00	408	100.00	844	100.00	1 : 3.61 : 7.47
III	108	100.00	386	100.00	758	100.00	1 : 3.57 : 7.02

Таксономический анализ показал, что в отделах и семействах распределение видов неравномерное (табл. 2). Отделы *Equisetophyta*, *Lycopodiophyta* и некоторые подклассы отдела *Magnoliophyta*, такие как *Arecidae* и *Alismatidae*, в целом характеризуются небольшим числом видов в семействах (1—4 вида). Более богатый спектр подкласса *Alismatidae* в ДВГМЗ объясняется обилием видов морских трав. В подклассах *Asteridae*, *Commelinidae*, *Liliidae*, *Hamamelidae*, *Ranunculidae* соотношение видов во всех трех заповедниках относительно пропорциональное, и только в подклассе *Dilleniidae* этот показатель несколько выше для «Кедровой пади», преимущественно за счет сем. *Violaceae*. Существенно выше во флоре ДВГМЗ по сравнению со сравниваемыми заповедниками роль подкласса *Caryophyllidae*, что связа-

ТАБЛИЦА 2

Количественное распределение видов и родов флоры заповедников: ДВГМЗ (I), «Кедровая падь» (II), Уссурийского (III) в целом по таксонам

Таксоны (отдел, класс, подкласс, семейство)	I		II		III	
	Роды	Виды	Роды	Виды	Роды	Виды
Equisetophyta	1	3	1	5	1	4
Equisetaceae	1	3	1	5	1	4
Lycopodiophyta	1	1	3	4	3	6
Huperziaceae	—	—	1	2	1	1
Lycopodiaceae	—	—	1	1	1	2
Selaginellaceae	1	1	1	1	1	3
Polypodiophyta	22	32	31	44	32	47
Botrychiaceae	1	2	1	2	1	2
Osmundaceae	1	1	1	2	1	2
Adiantaceae	1	1	1	1	1	1
Hemionitidaceae	—	—	1	1	1	1
Sinopteridaceae	—	—	—	—	1	1
Polypodiaceae	3	3	3	3	3	3
Dennstaedtiaceae	1	1	1	2	1	1
Hypolepidaceae	1	1	1	1	1	1
Hymenophyllaceae	—	—	1	1	1	1
Aspleniaceae	1	1	3	4	3	5
Aspidiaceae	1	5	3	8	3	8
Onocleaceae	2	3	2	2	2	2
Athyriaceae	5	7	8	10	8	11
Woodsiaceae	2	4	2	4	2	5
Thelypteridaceae	3	3	3	3	3	3
Pinophyta	4	4	6	8	5	9
Pinaceae	3	3	4	6	3	6
Cupressaceae	—	—	1	1	1	2
Taxaceae	1	1	1	1	1	1
Magnoliophyta	352	766	367	783	344	692
Magnoliopsida	280	577	291	607	275	513
Magnoliidae	3	3	3	3	3	3
Schisandraceae	1	1	1	1	1	1
Chloranthaceae	1	1	1	1	1	1
Aristolochiaceae	1	1	1	1	1	1
Ranunculidae	24	52	25	63	23	52
Menispermaceae	1	1	1	1	1	1
Berberidaceae	3	3	3	3	3	3
Ranunculaceae	17	40	18	48	16	38
Papaveraceae	2	2	2	2	2	2
Fumariaceae	1	6	1	9	1	8
Hamamelididae	11	21	12	24	13	20
Ulmaceae	1	2	1	3	1	3
Cannabaceae	1	1	1	1	1	1
Urticaceae	3	6	4	7	5	6
Fagaceae	1	4	1	2	1	1
Betulaceae	4	7	4	10	4	8
Juglandaceae	1	1	1	1	1	1
Caryophyllidae	31	69	25	54	23	44
Caryophyllaceae	15	30	12	22	12	18
Chenopodiaceae	5	9	2	5	2	5

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны (отдел, класс, подкласс, семейство)	I		II		III	
	Роды	Виды	Роды	Виды	Роды	Виды
Polygonaceae	10	29	11	27	9	21
Limoniaceae	1	1	—	—	—	—
Dilleniidae	28	71	33	84	30	72
Paeoniaceae	1	1	1	3	1	2
Hypericaceae	2	4	2	3	1	3
Violaceae	1	14	1	18	1	12
Cucurbitaceae	2	2	1	1	1	1
Brassicaceae	9	13	10	15	7	13
Salicaceae	2	15	4	17	4	15
Actinidiaceae	1	3	1	3	1	3
Ericaceae	3	7	4	7	5	9
Primulaceae	4	5	5	8	5	6
Thymelaeaceae	—	—	1	1	1	1
Tiliaceae	1	3	1	2	1	3
Euphorbiaceae	2	4	2	6	2	4
Rosidae	78	158	84	181	85	159
Hydrangeaceae	2	3	2	2	2	2
Saxifragaceae	3	6	4	8	4	7
Crassulaceae	2	10	2	8	2	5
Grossulariaceae	1	4	1	4	1	4
Parnassiaceae	1	1	1	1	1	1
Rosaceae	17	33	22	48	24	44
Fabaceae	14	26	13	31	12	26
Lythraceae	1	1	1	1	1	1
Onagraceae	3	10	3	9	3	8
Trapaceae	1	1	—	—	—	—
Haloragaceae	1	1	—	—	—	—
Rutaceae	1	1	1	1	2	2
Aceraceae	1	4	1	8	1	7
Linaceae	1	1	1	1	—	—
Oxalidaceae	1	2	1	2	1	2
Geraniaceae	1	8	1	8	1	7
Balsaminaceae	1	2	1	3	1	2
Polygalaceae	1	1	1	1	—	—
Cornaceae	—	—	1	1	2	2
Araliaceae	4	5	6	7	6	7
Apiaceae	14	25	15	25	16	23
Celastraceae	2	7	2	6	2	5
Santalaceae	1	1	1	1	—	—
Rhamnaceae	1	1	1	2	1	2
Vitaceae	3	4	2	3	2	2
Asteridae	105	204	109	198	98	163
Rubiaceae	2	9	2	10	2	11
Asclepiadaceae	4	7	2	4	2	3
Gentianaceae	3	7	5	9	3	4
Oleaceae	2	4	3	4	3	4
Loranthaceae	—	—	1	1	1	1
Caprifoliaceae	4	9	6	13	6	13
Adoxaceae	1	1	1	1	1	1
Valerianaceae	2	4	2	4	2	4

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны (отдел, класс, подкласс, семейство)	I		II		III	
	Роды	Виды	Роды	Виды	Роды	Виды
Dipsacaceae	1	1	1	1	—	—
Convolvulaceae	1	4	1	2	1	1
Cuscutaceae	1	2	1	1	1	1
Polemoniaceae	1	1	1	1	1	1
Boraginaceae	4	6	3	3	4	5
Phrymaceae	1	1	1	1	1	1
Lamiaceae	16	26	17	25	17	23
Callitrichaceae	1	1	1	1	1	1
Solanaceae	2	2	1	1	1	1
Scrophulariaceae	9	14	8	12	6	9
Orobanchaceae	1	1	2	2	1	1
Plantaginaceae	1	3	1	3	1	2
Campanulaceae	5	11	6	13	5	8
Asteraceae	43	89	43	86	38	68
Liliopsida	72	189	76	176	69	179
Alismatidae	5	7	1	1	1	1
Alismataceae	—	—	1	1	1	1
Juncaginaceae	1	1	—	—	—	—
Potamogetonaceae	1	1	—	—	—	—
Ruppiaceae	1	1	—	—	—	—
Zosteraceae	2	4	—	—	—	—
Liliidae	28	60	33	64	31	53
Melanthiaceae	1	3	1	4	1	3
Liliaceae	4	10	4	9	4	7
Alliaceae	1	9	1	5	1	8
Hemerocalliaceae	1	2	1	2	1	1
Asparagaceae	1	1	1	1	1	1
Convallariaceae	5	9	6	12	6	11
Iridaceae	1	4	1	3	1	2
Trilliaceae	1	1	2	2	2	3
Smilacaceae	1	1	1	1	—	—
Dioscoreaceae	1	1	1	1	1	1
Orchidaceae	11	19	14	24	13	16
Commelinidae	36	118	39	107	34	122
Juncaceae	2	7	2	7	2	9
Cyperaceae	7	57	5	44	5	57
Eriocaulaceae	—	—	1	1	—	—
Poaceae	27	54	31	55	27	56
Arecidae	3	4	3	4	3	3
Typhaceae	1	2	1	1	1	1
Araceae	1	1	2	3	2	2
Lemnaceae	1	1	—	—	—	—

но с широким распространением на островах скальных, каменистых и песчаных субстратов и большей сухостью почвенного покрова по сравнению с материком. Крайней неравномерностью характеризуется соотношение видов в подклассе *Rosidae*. В континентальных заповедниках родовой коэффициент подкласса почти на порядок выше, чем в Дальневосточном морском заповеднике. При этом ДВГМЗ и Уссурийский заповедник имеют в этой группе практически одинаковое число видов.

Для всех трех заповедников наибольшие концентрации видов (более 20) отмечаются в тех же самых подклассах и семействах: *Ranunculidae* — *Ranunculaceae*, *Caryophyllidae* — *Caryophyllaceae* и *Polygonaceae*, *Commelinidae* — *Cyperaceae* и *Poaceae*, *Asteridae* — *Lamiaceae* и *Asteraceae*, *Rosidae* — *Rosaceae*, *Fabaceae* и *Apiaceae*, что свидетельствует о высоком родстве указанных флор. Общими для трех заповедников являются 470 видов. Это составляет 58.31 % флоры ДВГМЗ, 55.69 % флоры «Кедровой пади», 62.01 % флоры Уссурийского заповедника. Коэффициент Съеренсена для флор Дальневосточного морского заповедника и «Кедровой пади» равен 0.72, для флор Уссурийского заповедника и «Кедровой пади» — 0.79, для Дальневосточного морского и Уссурийского заповедников — 0.67. Величина коэффициента ранговой корреляции Кэндела для систематической структуры ДВГМЗ по отношению к сравниваемым флорам довольно высока и равна 81.13 % с «Кедровой падью» и 66.03 % — с Уссурийским заповедником.

Распределение семейств по количеству видов и родов в заповедниках характеризуется экспоненциальной закономерностью, что характерно и для других региональных флор. Большая часть семейств представлена одним родом, и более трети — одним видом, соответственно ДВГМЗ — 54.95 и 35.14 % флоры, «Кедровая падь» — 53.98 и 31.86 % и Уссурийский — 51.85 и 30.56 % (рис. 1). Среднее число видов в семействе примерно одинаково для всех заповедников, равно 7 (соответственно 7.26, 7.45 и 7.02), среднее число родов в семействе — 3 (соответственно 3.42, 3.61 и 3.57). С увеличением родового и видового богатства число семейств умень-

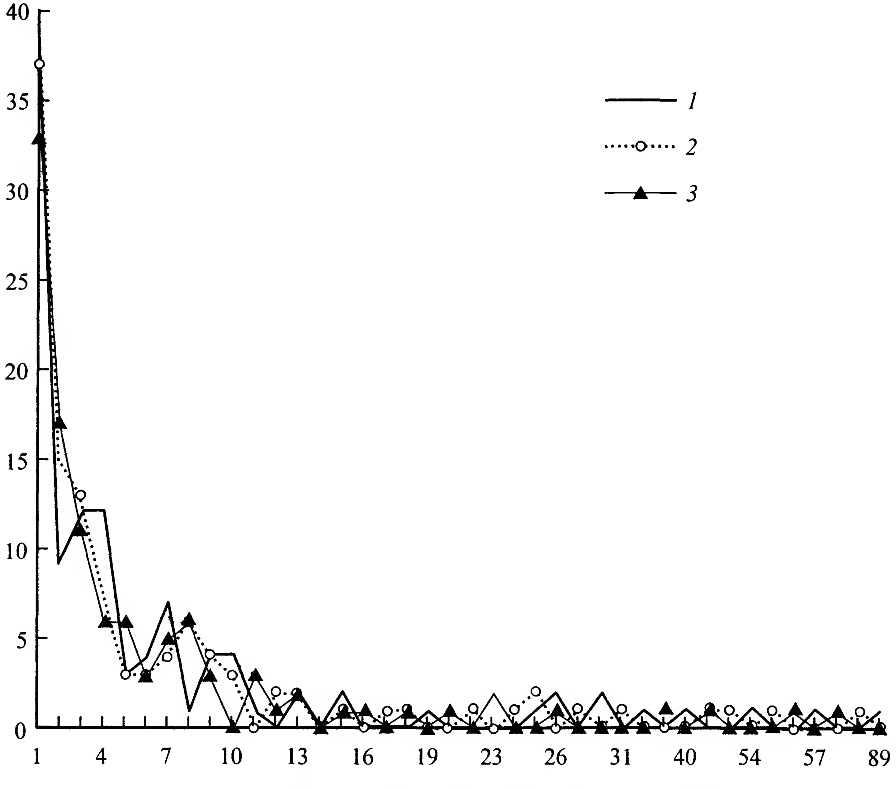


Рис. 1. Количественное распределение видов флоры по семействам.

1 — ДВГМЗ, *2* — «Кедровая падь», *3* — Уссурийский заповедник. По оси абсцисс — число видов в семействе, по оси ординат — число семейств.

шается. Примерно четвертая часть семейств в заповедниках имеет уровень родового и видового богатства выше среднего. В Дальневосточном морском заповеднике на эти семейства приходится 67.12 % от общего числа видов флоры, в «Кедровой пади» — 70.85, в Уссурийском заповеднике — 69.26.

Спектр 10 ведущих семейств в этих заповедниках, как и в других локальных флорах Уссурийского флористического района (Лазовском (Таран, 1990), Большехехцирском (Мельникова, 1989, 1993, 1996), Сихотэ-Алинском (Крестов и др., 2000), Ханкайском (Баркалов и др., 1993) заповедниках), практически повторяется (табл. 3). Более высокий ранг сем. *Caryophyllaceae* и повышение доли сем. *Asteraceae* в общей структуре флоры морского заповедника в сравнении с остальными — черты большей ксерофильности флоры островов. Обращает на себя внимание несколько неожиданное 5-е место сем. *Cyperaceae* во флоре «Кедровой пади», что нехарактерно для соседних флор. Этот феномен может свидетельствовать как об определенных перестройках в структуре флоры в связи с более южным положением этого заповедника, так и о меньшей дифференцированности его растительного покрова.

Не отличается специфичностью и спектр крупнейших родов флоры ДВГМЗ (табл. 4). По сравнению с континентальными заповедниками, особенно с Лазовским и «Кедровой падью», он заметно беднее видами *Aconitum*, *Corydalis*, *Galium*, *Juncus*, *Potentilla*, *Saussurea*, *Vicia*, *Viola*, неизменно входящими в число ведущих. Несколько больше на островах только видов *Artemisia* и *Polygonum* s.l. Все это свидетельствует об определенном обеднении флоры островов, как в связи с небольшой их площадью, так и в связи с отсутствием здесь целого ряда ценотических комплексов, нередких для южной части Приморья: бореально-лесных, таежных, боровых, уремных.

Однако пестрота природных условий (горный рельеф, сочетающийся с наличием низменных аккумулятивных берегов с лагунами и отчленившимися от моря озерами, песчаными и галечными пляжами), наличие разнообразных сообществ неморальной лесной, ксерофитнополукустарниковой, кустарниковой и травянистой растительности определяют более высокое относительное разнообразие флоры островов в сравнении с континентальными районами. Об этом свидетельствует

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства флоры ДВГМЗ, «Кедровой пади» и Уссурийского заповедников

Ранг семейства	ДВГМЗ			«Кедровая падь» (Коркишко, 2000)			Уссурийский (Безделева, Харкевич, 1978; Белая, 1983; Федина, 1985, 1990, 1994, 1997, 1998, 2000)		
	семейство	число видов	доля, %	семейство	число видов	доля, %	семейство	число видов	доля, %
1	*Asteraceae*	89	11.0	*Asteraceae*	86	10.2	*Asteraceae*	68	8.97
2	*Cyperaceae*	57	7.01	*Poaceae*	55	6.5	*Cyperaceae*	57	7.5
3	*Poaceae*	54	6.99	*Ranunculaceae*	48	5.7	*Poaceae*	56	7.4
4	*Ranunculaceae*	40	6.7	*Rosaceae*	48	5.7	*Rosaceae*	44	5.8
5	*Rosaceae*	33	4.96	*Cyperaceae*	44	5.2	*Ranunculaceae*	38	5.01
6	*Caryophyllaceae*	30	3.7	*Fabaceae*	31	3.7	*Fabaceae*	26	3.4
7	*Polygonaceae*	29	3.6	*Polygonaceae*	27	3.2	*Apiaceae*	23	3.03
8—9	*Fabaceae*	26	3.2	*Apiaceae*	25	2.96	*Lamiaceae*	23	3.03
8—9	*Lamiaceae*	26	3.2	*Lamiaceae*	25	2.96	*Polygonaceae*	21	2.8
10	*Apiaceae*	25	3.1	*Orchidaceae*	24	2.8	*Caryophyllaceae*	18	2.4
Итого		408	50.6		413	48.9		374	49.3

ТАБЛИЦА 4

Ведущие роды флоры ДВГМЗ, «Кедровой пади» и Уссурийского заповедников

Роды	ДВГМЗ		«Кедровая падь»		Уссурийский	
	число видов	доля, %	число видов	доля, %	число видов	доля, %
Carex	41	5.09	36	4.27	49	6.46
Artemisia	19	2.35	11	1.3	10	1.32
Viola	14	1.7	18	2.13	12	1.58
Salix	12	1.49	12	1.42	10	1.32
Persicaria	11	1.36	5	0.59	4	0.53
Poa	10	1.24	9	1.07	10	1.32
Allium	9	1.12	5	0.59	8	1.06
Aconitum	8	0.99	9	1.07	5	0.66
Geranium	8	0.99	8	0.95	7	0.92
Angelica	7	0.87	8	0.95	5	0.66
Potentilla	7	0.87	9	1.07	6	0.79
Corydalis	6	0.74	9	1.07	8	1.06
Vicia	6	0.74	9	1.07	8	1.06
Saussurea	4	0.495	10	1.18	6	0.79

число дифференциальных видов, которое выше в Дальневосточном морском заповеднике (170 видов), чем в «Кедровой пади» (95) и в Уссурийском заповеднике (85 видов). При этом специфический для ДВГМЗ прибрежно-морской комплекс включает только 60 видов (включая и соленоводные виды), остальные дифференциальные виды встречаются в составе сообществ разнотравно-злаковых лугов (34 вида), остепненных лугов и петрофильных группировок (25), в неморальных лесах и дубняках (23), в водно-болотных (19) и кустарниковых сообществах (9).

В растительном покрове островов морского заповедника преобладают различные типы дубняков из *Quercus mongolica* и липняков из *Tilia amurensis* и смешанных широколиственных лесов с доминированием этих же пород и значительным участием кленов (*Acer mono*, *A. pseudosieboldianum*), граба (*Carpinus cordata*) и ясеня (*Fraxinus rhynchophilla*) (Куренцова, 1973; Куренцова, Борзова, 1979; Кудрявцева, Созинов, 1981; Селедец, 1981; Галкина, Петелин, 1990; Нешатаев и др., 1990). На долю лесных насаждений приходится свыше 50 % площади островов. Второе место занимают сообщества лугового типа растительности с доминированием злаков (*Miscanthus sinensis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Elymus dahuricus*, *Phragmites australis*), полыней (*Artemisia mandshurica*, *A. rubripes*, *A. selengensis*, *A. umbrosa*), осок (*Carex appendiculata*, *C. lasiocarpa*, *C. schmidtii*) и разнотравья (*Polygonum jurii*, *Phlomoides maximowiczii*, *Vicia amurensis*, *V. cracca*). Менее широко распространены сообщества кустарников и полукустарников (преимущественно из *Artemisia gmelinii* и *Lespedeza bicolor*, реже из *Rhododendron mucronulatum*), петрофильно-травянистые и нитрофильные травянистые сообщества зоогенного происхождения (с преобладанием *Atriplex patens*, *A. subcordata*, *Chenopodium album*, *Leymus mollis*).

С лесными фитоценозами связано произрастание 356 видов растений (около 44 % от числа индигенных видов), с луговыми и кустарниковыми — 238, с остепненными луговыми, полукустарничковыми и петрофильно-травянистыми соответственно 30, 3 и 81 видов, с супралиторальными — 41 вида, с пресноводными и болотными — 44, с морскими — 5, с литоральными приморскими — 8 видов.

Биоморфологическая структура флоры ДВГМЗ выглядит следующим образом: деревьев насчитывается 56 видов, кустарников и лиан — 51, полукустарников — 6, полукустарничков — 5, трав — 678 видов. Вечнозеленых жизненных форм — 6 видов. По числу видов с деревянистой жизненной формой (прежде всего кустарников и кустарничков), а также вечнозеленых видов морской заповедник значительно уступает другим заповедникам Приморья. Отличает его обилие видов деревянистых и травянистых лиан, а также лазящих кустарников (соответственно 13, 24 и 3 вида). Подобного разнообразия лиановидных жизненных форм нет больше ни в одном из заповедников страны.

Специфичной чертой флоры ДВГМЗ является несколько более высокий, чем в других заповедниках Уссурийского флористического района, процент эндемичных и гемиэндемичных видов — около 2 % (от числа индигенных видов). Основную группу формируют 13 япономорских неоэндемиков: *Festuca vorobievii*, *Hierochloë helenae*, *Poa vorobievii*, *P. zhirmunskii*, *Dracocephalum charkeviczii*, *Oxytropis ruthenica*, *Kitagawia litoralis*, *Saxifraga serotina*, *Sedum litorale*, *S. ussuriense*, *Sonchus arenicola*, *Trifolium gordejevii*, *T. pacificum*. Обычны на островах и южно-уссурийские эндемики — *Cirsium coryletorum*, *Fritillaria ussuriensis*, *Ophelia wilfordii*. 3 эндемичных вида, *Carex pulchrifolia*, *Hierochloë helenae*, *Poa zhirmunskii*, и разновидность *Rubus pungens* var. *austro-maritimus* известны только с островов заповедника, откуда описаны (Кожевников, 1988; Пробатова, Селедец, 1997; Чубарь, 2001). Остальные довольно широко распространены на материковом побережье и островах южного Приморья.

Более рельефно черты своеобразия флоры островов Дальневосточного морского заповедника проявляются при анализе общих родовых и видовых спектров. Узко специфичными для нее (в масштабах флоры всего российского Дальнего Востока) являются род *Limonium*, представленный западно-пацифическим скально-литоральным видом *L. tetragonum* на о-ве Фуругельма (Горовой и др., 1999), пантропический лугово-литоральный *Pycreus polystachyos* на мысе Островок Фальшивый (Кожевников, 2001), восточноазиатско-индомалайский субальпийский лугово-лесной *Rubus pungens* на о-ве Стенина (Чубарь, 2001), лугово-степной южно-дальневосточный *Teucrium veronicoides* на о-ве Большой Пелис (Пробатова, 1995). Эти виды на островах заповедника имеют крайние северные точки ареалов, дизъюнкция у каждого из них составляет свыше 1000 км. Крайние северо-западные точки ареалов на островах ДВГМЗ имеют южно-дальневосточные лесные папоротники *Dryopteris monticola* и *Matteuccia orientalis* на о-ве Большой Пелис (Чубарь, 1993, 2002) и сахалино-хоккайдский полукустарниковый *Solanum megacarpum* на о-ве Фуругельма (Ворошилов, 1962, 1982). Дизъюнкция этих трех видов от таковых на островах Монерон, Кунашир и Сахалин — несколько сот километров. Наличие вышеперечисленных видов во флоре островов ДВГМЗ несомненно свидетельствует о своеобразии процессов флорогенеза островных флор южного Приморья, более тесных связях их с южными флорами Восточной Азии.

В целом же флора островов Дальневосточного морского заповедника (как и всех островов залива Петра Великого) представляет собой обедненный в сравнении с материком «островной вариант» маньчжурской флоры, которая в процессе исторического развития потеряла значительную часть видов, требующих стабильных гумидных условий. Это коснулось прежде всего большого числа папоротникообразных, а также многих голосеменных, орхидных, бобовых, розоцветных, фиалковых. С другой стороны, на островах одновременно со становлением прибрежно-морских сообществ шло обогащение флоры элементами аридных флористических комплексов, как вследствие усиления напряженности гидрологического режима, так и в связи с широким распространением эрозионных субстратов, вызванных ветровой и морской абразией. Относительно же мягкие климатические условия, обусловленные влиянием муссонов и незамерзающего моря, способствовали внедрению и сохранению в составе флоры островов представителей флор умеренного теплого пояса; популяции большинства из них носят реликтовый характер.

Обилие редких, в том числе эндемичных, реликтовых и находящихся на границе ареалов видов поднимает ранг островов ДВГМЗ на уровень региональных фитохорий, особенно в связи с проблемой охраны редких видов растений.

Сравнительный анализ флор островов

Флоры островов ДВГМЗ уже изучались ранее на предмет сходства—различия с применением теоретико-графовых методов (Семкин, Борзова, 1986). Были оценены количественно связи флор островов между собой и с флорами сопредельных прибрежных материковых территорий. Оказалось, что флоры наиболее крупных островов — Большого Пелиса и Фуругельма — включают списки видов других островов, причем наибольшие включения наблюдаются во флору о-ва Большой Пелис. Этот остров может быть взят за эталон при изучении флоры островов морского заповедника в голоцене (Борзова и др., 1981). Сходство флор островов с флорой п-ова Муравьева-Амурского оценивается в 86 %, а с Хасанским районом — в 73.

Нами рассматриваются следующие аспекты изучения островных флор: анализируется «специфичность» разных флор относительно друг друга, зависимость «виды—площадь», удельный уровень видового богатства.

Несмотря на очень небольшие размеры островов, флоры их оказались чрезвычайно насыщенными. Наибольшее число аборигенных видов (389—614) имеют наиболее крупные и высокие острова[3] (табл. 5). Для них характерно и большее, чем для более низких и мелких островов, разнообразие типов местообитаний и степень фитоценотической гетерогенности. Анализ зависимости «виды—площадь» показал, что уровень видового богатства островных флор в значительной степени зависит и от ряда других факторов: расстояния до ближайшей суши и соответственно возможностей обмена с соседними континентальными флорами, характера очертаний береговой линии, преобладающих направлений течений и ветров, геологической истории, рельефа, эдафических и климатических условий.

Между отдельными островами имеются существенные различия как в составе флоры, так и в ценотическом разнообразии растительности, свидетельствующие о специфике исторического развития каждого из островов. В этом отношении очень показателен анализ дифференциальных (характерных только для одного острова) и негативно-дифференциальных видов (отсутствующих на данном острове, но присутствующих на других сравниваемых островах).

Самый крупный и самый богатый во флористическом отношении о-в Большой Пелис, по существу представляющий собой 2 отдельных острова, связанных намывным перешейком, имеет 62 дифференциальных вида. Их состав экологически и ценотически чрезвычайно неоднороден. Так, южно-таежный комплекс представляют *Abies nephrolepis* и *Gymnocarpium dryopteris*, неморально-лесной — *Abelia koreana*, *Chimaphila japonica*, *Deutzia glabrata*, *Juglans manshurica*, *Potentilla centigrana*, *Sanicula chinensis* и др., уремный — *Salix rorida*, *Sorbaria sorbifolia*, степной — *Eremogone juncea*, *Patrinia rupestris*, *Pycnostelma paniculata*, луговой —

---

[3] В анализ не включались флоры отдельных кекуров, камней и групп мелких островков ДВГМЗ, примыкающих к материку и крупным островам (Бакланьих, Входных и пр.). В их составе практически отсутствуют дифференциальные виды.

ТАБЛИЦА 5

Краткая характеристика островов ДВГМЗ

Название острова	Площадь, км^2 и расстояние до материка, км	Абсолютная высота над ур. м., м	Число видов растений	
			аборигенных	заносных
Большой Пелис	3.75 (16.11)	193.6	614	29
Фуругельма	2.5 (5.4)	120.0	590	35
Стенина	1.2 (10)	144.8	389	8
Матвеева	0.4 (16.11)	128.3	278	6
Де-Ливрона	0.3 (15)	58.5	241	9
Дурново	0.16 (15.1)	96.9	214	8
Гильдебрандта	0.1 (15)	91.3	120	0
Фальшивый	0.1 (0)	88.0	220	19
Веры	0.04 (0.5)	37.7	113	6

Aconitum stoloniferum, *Fragaria orientalis*, *Inula britannica*, *Microstegium nodosum*, *Senecio cannabifolius*, *Thalictrum contortum* и др., зарослевый — *Pedicularis spicata*, *Physalis franchetii*, *Rosa davurica*, *Turczaninovia fastigiata*, *Veronica komarovii*, водно-болотный — *Bolboschoenus desoulavii*, *Carex pseudocuraica*, *Eleocharis ussuriensis*, *Eriophorum komarovii*, *Myriophyllum spicatum*, *Persicaria hydropiper*, *Trapa pseudoincisa*, *Trigonotis myosotidea* и др. В целом в составе дифференциальных видов острова преобладают компоненты подлеска и травяного покрова неморальных лесов, их насчитывается 24 вида, по 12—13 видов приходится на разнотравные луга и водно-болотные сообщества, 8 — на зарослевые группировки, 4 — на остепненные луга. Среди них лишь 10 видов играют заметную роль в сложении фитоценозов или являются константными видами сообществ (*Chimaphila japonica*, *Deutzia glabrata*, *Dryopteris monticola*, *Eremogone juncea*, *Myriophyllum spicatum*, *Oxytropis ruthenica*, *Polygonum hydropiper*, *Senecio cannabifolius*, *Trapa pseudoincisa*, *Trigonotis myosotidea*), остальные представлены небольшим числом особей и образуют узколокальные скопления. Для 3 видов (*Dryopteris monticola*, *Matteuccia orientalis*, *Teucrium veronicoides*) о-в Большой Пелис является крайней северо-западной точкой ареала, для *Rabdosia serra* — крайней северо-восточной.

Для самого южного, второго по величине, о-ва Фуругельма, выявлено наибольшее число дифференциальных видов — 96. Среди них отчетливо выделяется группа из 16 видов, связанная с южно-маньчжурской фацией дубняков: *Quercus dentata*, *Betula schmidtii*, *Rhododendron schlippenbachii*, *Aralia continentalis*, *Hepatica asiatica*, *Pseudostellaria heterantha*, *Calamagrostis chasanensis*, *Dendranthema naktongense*, *Ophelia wilfordii* и др. Для сообществ остепненных лугов отмечено 9 видов: *Arundinella anomala*, *Scabiosa lachnophylla*, *Lespedeza juncea*, *Thalictrum minus*, *Thesium chinense*, *Lithospermum erythrorhizon*, *Leontopodium leontopodioides*, *Ophelia chinensis*, *Siphonostegia chinensis*; для приустьевых участков ручьев — 18 видов: *Alnus japonica*, *Anemonidium dichotomum*, *Calamagrostis angustifolia*, *Carex jaluensis*, *C. planiculmis*, *Geranium soboliferum*, *Phalaroides arundinacea*, *Sanicula tenue*, *Scirpus orientalis* и др.; для зарослевых сообществ — 12 видов: *Angelica grosseserrata*, *Calystegia subvolubilis*, *Clematis manshurica*, *Rabdosia glaucocalix*, *Vincetoxicum atratum* и др. Немногие из дифференциальных видов встречаются на приморских скалах и галечниках: *Argusia sibirica*, *Cerastium fischerianum*, *Orostachys erubescens*, *O. spinosa*, *Rumex maritimus*. 4 дифференциальных вида являются доминантами и содоминантами сообществ (*Alnus japonica*, *Calamagrostis angustifolia*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Rhododendron schlippenbachii*), остальные — являются либо видами-ассектаторами, либо видами редких экотопов. На юго-западном пределе ареала на о-ве Фуругельма находится *Fritillaria camtschatcensis*, на северо-восточном — *Lilium lancifolium*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Rhododendron schlippenbachii*, *Rabdosia serra*, на северо-западном — *Limonium tetragonum* и *Solanum megacarpum*, на восточном — *Elsholtzia serotina.*

Для третьего по величине о-ва Стенина выявлено всего 14 дифференциальных видов: *Athyrium monomachii*, *Carex tenuiformis*, *Cirsium vlassovianum*, *Dryopteris sichotensis*, *Echinops dissectus*, *Eleocharis wichurae*, *Epilobium amurense*, *Eriophorum vaginatum*, *Epipactis thunbergii*, *Persicaria yokusaiana*, *Platanthera hologlottis*, *Potentilla stolonifera*, *Rubus pungens*, *Viola amurica.* Среди них преобладают виды болот и сырых лугов (8 видов). На о-ве Стенина 1 вид (*Rubus pungens*) находится на северной границе своего ареала, 1 (*Potentilla stolonifera*) — на южной и 1 (*Echinops dissectus*) — на северо-восточной. Здесь расположена и самая северная в Приморье популяция девичьего винограда *Parthenocissus tricuspidata.*

Специфичность флор малых морских островов во много раз ниже, чем более крупных. Так, для группы островов Матвеева отмечено 4 дифференциальных вида (*Allium anisopodium*, *Cimicifuga simplex*, *Heteropappus villosus*, *Lychnis cognata*), для о-ва Де-Ливрона — 2 (*Cardamine trifida*, *Trigonotis peduncularis*), для о-ва Дурново — 2 (*Liparis kumokiri*, *Viola primorskajensis*), для о-ва Гильдебрандта — 0.

Число дифференциальных видов для малых островов, расположенных рядом с берегом, несколько выше, чем для островов, находящихся в отдалении от него. Мыс Островок Фальшивый имеет 14 дифференциальных видов (столько же, сколько превышающий его по площади в 12 раз о-в Стенина): *Aconitum kirinense*, *Artemisia integrifolia*, *Carex bostrichostigma*, *C. duriuscula*, *C. scabrifolia*, *Corydalis repens*, *Iris setosa*, *Polygonum sungareensis*, *Pulsatilla davurica*, *Pycreus polystachyos*, *Ruppia maritima*, *Triglochin maritimum*, *Suaeda heteroptera*, *Zostera japonica.* Среди них особенно характерны 2 группы видов: 1-я — связанная с солоноватыми водоемами и отмелями, 2-я — с песчаными валами и дюнами побережья. Один вид (*Pycreus polystachyos*) находится на Фальшивом на северном пределе своего ареала.

К специфичным видам о-ва Веры относятся 4 вида: *Artemisia montana*, *Thladiantha dubia*, *Viola variegata* и узко эндемичный *Poa zhirmunskii.* Очень своеобразный океанический лугово-лесной вид *Artemisia montana* находится здесь в крайней западной точке своего ареала; на острове он растет только на галечных пляжах, что может указывать на заносный характер. Другие 2 вида нередки на близлежащем побережье.

Показательно, что общее число дифференциальных видов северной группы островов Римского-Корсакова (Большой Пелис, Стенина, Матвеева, Де-Ливрона, Дурново, Гильдебрандта) меньше, чем у одного южного о-ва Фуругельма, при том, что их суммарная площадь превышает площадь последнего почти в 2 раза. Более высокий относительный уровень разнообразия флоры о-ва Фуругельма объясняется прежде всего родством свойственных ему доминирующих растительных комплексов, флористически богатыми южными фациями маньчжурских широколиственных лесов и геологически недавним временем отделения от материка. Обогащению его флоры способствуют также пограничное положение в системе южных и северных водных и воздушных масс, близость к материковому побережью, наличие многотысячных птичьих базаров.

Состав негативно-дифференциальных видов подчеркивает различный генезис основных флористических комплексов северных и южных островов морского заповедника. Первые тяготеют к южно-таежным и неморальным хвойно-широколиственным лесам южного Сихотэ-Алиня, вторые (острова Фуругельма, Веры, Фальшивый) — к дубнякам, сложным широколиственным и сосновым лесам Восточно-Маньчжурской горной страны. На островах южной группы не отмечено более 140 видов древостоя, подлеска и травяного покрова лесных сообществ островов Римского-Корсакова. Прежде всего это *Abies holophylla*, *Carpinus cordata*, *Corylus mandshurica*, *Eleutherococcus senticosus*, *Euonymus macroptera*, *E. sacrosancta*, *Lonicera chrysantha*, *Taxus cuspidata*, *Ulmus laciniata*, *Adiantum pedatum*, *Carex campylorhina*, *Lathyrus komarovii*, *Saussurea subtriangulata*. В свою очередь на северных островах отсутствуют некоторые виды-доминанты основного состава и подлеска южно-маньчжурских фаций неморальных лесов, обычные на островах Фуругельма и Фальшивом: *Alnus japonica*, *Betula schmidtii*, *Quercus dentata*, *Rhododendron schlippenbachii*, *Pinus densiflora*. Весьма показательно отсутствие на островах северной группы и ряда травянистых видов — *Aralia continentalis*, *Dendranthema naktongense*, *Hepatica asiatica*, *Ophelia wilfordii*, *Polygonatum inflatum*.

Что касается негативно-дифференциальных видов других доминирующих типов растительности островов заповедника (лугового, петрофильно-травянистого и кустарникового), то их состав носит большей частью случайный характер.

Видов, общих для всех островов (за некоторым исключением самого малого, о-ва Веры), всего 82 (около 10 % от аборигенной фракции флоры островов). Из них 40 видов — это компоненты широколиственных лесов (в том числе 12 видов — доминанты древесного и кустарникового ярусов), 29 — петрофильно-травянистых и супралиторальных сообществ, 13 — сообществ с преобладанием полыни Гмелина. Именно эти типы фитоценозов наиболее широко представлены на всех 9 островах заповедника.

Распределение видов по островам подчиняется линейной зависимости, т. е. остров, имеющий бóльшую территорию, содержит и большее число таксонов (рис. 2). Однако равновеликие морские и примыкающие к побережью острова имеют неодинаковое число видов. Там, мыс Островок Фальшивый содержит 220, а о-в Веры — 113 видов растений, что вдвое превышает уровень флористического богатства более мористых о-вов Гильдебрандта и Дурново. В подобных случаях линейный характер зависимости «виды—площадь» нарушается.

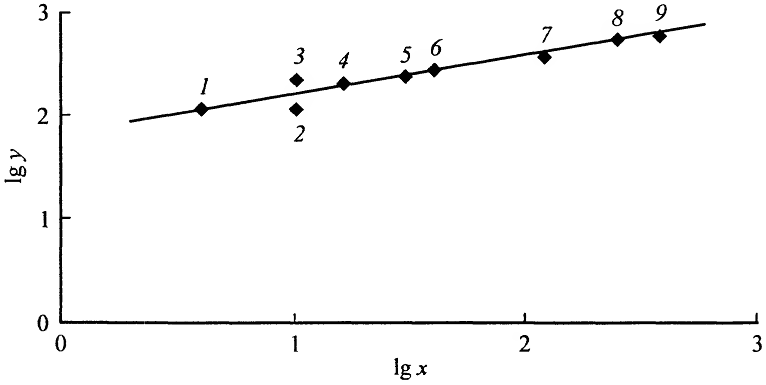


Рис. 2. Сопоставление экспериментальных данных с кривой Аррениуса.

Острова: *1* — Веры, *2* — Гильдебрандта, *3* — Дурново, *4* — мыс Островок Фальшивый, *5* — Де-Ливрона, *6* — Матвеева, *7* — Стенина, *8* — Фуругельма, *9* — Большой Пелис. По оси абсцисс — десятичные логарифмы площади (га), по оси ординат — десятичные логарифмы числа видов.

ТАБЛИЦА 6

Константы пространственного разнообразия флор островов Дальневосточного морского заповедника

Острова	Константа z	Константа b
Большой Пелис	0.33	577.78
Фуругельма	0.25	424.87
Стенина	0.37	504.14
Матвеева	0.38	404.82
Де-Ливрона	0.36	395.32
Дурново	0.34	350.13
Гильдебрандта	0.43	359.85
Фальшивый	0.29	307.396
Веры	0.37	300.745
Коэффициент вариации, %	14.44	22.48

Константы пространственного разнообразия — z из уравнения Аррениуса и b из уравнения Глизона[4] — оказались равными 0.38 и 263.45 соответственно (при учете только аборигенных видов). Значения z для отдельных островов[5] показали изменение от 0.25 до 0.43 при коэффициенте вариации 14.44 % (табл. 6). Они выше для мелких островов, чем для крупных, а при равной площади — выше для островов, расположенных мористее. Наиболее «сбалансированной» зависимостью «виды—площадь» из всех островов ДВГМЗ характеризуется о-в Фуругельма, расположенный в 5.4 км от материка. Для него z = 0.25.

Коэффициент вариации константы b оказался выше, чем у константы z, что объясняется значительными различиями во флорах островов.

В целом же наши данные свидетельствуют, что вычисление пространственного разнообразия разновеликих небольших островов, характеризующихся сходной флорой и расположенных в одном районе, допустимо производить способом соприкасающихся площадей. При этом в уравнениях

$$z = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log x_2 - \log x_1}; \qquad b = \frac{y_2 - y_1}{\log x_2 - \log x_1}$$

лучше использовать данные не стандартной пробной площади, а общие показатели островов. Вычисления z с применением показателей стандартной (типичной) пробной площади дало некорректные результаты для ряда мелких островов, характеризующихся гетерогенным растительным покровом.

Удельный уровень видового богатства для совокупности наших островов довольно высок, составляет 387.7 видов на 1 км^2 (вычисление по уравнениям Аррениуса и Глизона дало близкий результат). Столь высокий показатель даже для обедненной флоры свидетельствует, что площади выявления флоры (или ареал-минимум флоры) в южном Приморье должны быть достаточно велики, по крайней мере превышать стандартные 100 км^2. Указываемые для юга Приморья цифры, 473, 578 и 731 видов (Малышев, 1975), относятся к относительно однородным (монотонным) флорам материка. Наличие черт контрастности во флоре островов залива Петра Великого (остаточное несколько обедненное собственно маньчжурское ядро флоры, комплекс прибрежно-морских, в том числе эндемичных видов, элементы аридных полукустарниковых и петрофильно-травянистых сообществ, интразональные лугово-болотные комплексы, элементы флор умеренного теплого пояса) на фоне разнообразного ландшафта и в условиях муссонного климата предполагает необходимость максимально полного обследования всех участков изучаемой территории. Этого же требует и узколокальный характер распространения большого числа видов, имеющих на юге Приморья границу ареала.

---

[4] Рассчитанные способом наименьших квадратов (Плохинский, 1961, 1980; Макарова, 1983).

[5] Рассчитанные способом соприкасающихся площадей (Малышев, 1975; Ребристая, 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю., *Вышин И. Б.*, *Харкевич С. С.* Первые впечатления о растительном покрове Ханкайского государственного заповедника // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 41. С. 114—140.

Безделев А. Б. Биоморфологическая структура и особенности жизненных форм семенных растений Уссурийского флористического района: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2002. 23 с.

Безделева Т. А., *Харкевич С. С.* Сосудистые растения // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М., 1978. С. 149—211.

Белая Г. А. Новые виды для флоры Уссурийского заповедника // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1426—1427.

Борзова Л. М., *Семкин Б. И.*, *Ковалюх Н. Н.* Развитие островных растительных сообществ в голоцене (на примере острова Большой Пелис) // Развитие природной среды в плейстоцене (юг Дальнего Востока). Владивосток, 1981. С. 127—134.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Галкина М. В., *Петелин Д. А.* Синтаксономия липовых лесов Дальневосточного морского заповедника. М., 1990. 58 с. Деп. в ВИНИТИ 24. 09.90. № 5135—В90. 58 с.

Горовой П. Г., *Бойко Э. В.* Конспект флоры острова Фуругельма // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 62—80.

Горовой П. Г., *Чубарь Е. А.*, *Волкова С. А.* Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 144—147.

Кожевников А. Е. Сытевые, Осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1988. С. 175—430.

Кожевников А. Е. Сытевые (семейство *Cyperaceae* Juss.) Дальнего Востока России. Современный таксономический состав и основные закономерности его формирования. Владивосток, 2001. 275 с.

Конаков Н. Н. К зоогеографии южной гряды Курильского архипелага // Изв. ВГО. 1947. Т. 79. № 4. С. 476—478.

Коркишко Р. И. Состояние растительного покрова материковой части Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 130—136.

Коркишко Р. И. Сосудистые растения материковой части Дальневосточного государственного морского заповедника // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 56—73.

Коркишко Р. И. Сосудистые растения заповедника «Кедровая падь» (Аннотированный список видов) // Сер. «Флора и фауна заповедников» / Под ред. И. А. Губанова. М., 2000. Вып. 82. 84 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Крестов П. В., *Галанин А. В.*, *Беликович А. В.*, *Смирнова Е. А.* Сосудистые растения // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток, 2000. С. 31—47.

Кудрявцева Е. П., *Созинов Л. В.* Особенности распространения растительных сообществ на островах южного Приморья // Экология и рациональное использование островных экосистем. Владивосток, 1978. С. 22—23.

Куренцова Г. Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск, 1973. 230 с.

Куренцова Г. Э. Сосудистые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 34—61.

Куренцова Г. Э., Борзова Л. М. Особенности флоры и растительности островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1979. С. 144—155.

Макарова С. И. Сравнение моделей описания зависимости числа видов во флоре от размера площади // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 376—381.

Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537—1550.

Мельникова А. Б. Анализ флоры сосудистых растений Большехехцирского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Владивосток, 1989. Вып. 36. С. 74—115.

Мельникова А. Б. Сосудистые растения Большехехцирского заповедника // Сер. «Флора и фауна заповедников» / Под ред. И. А. Губанова. М., 1993. Вып. 52. 90 с.

Мельникова А. Б. Биоразнообразие сосудистых растений Большехехцирского заповедника // Тез. науч.-практ. конф. «Гродековские чтения». Хабаровск, 1996. Ч. 3. С. 79—82.

Недолужко В. А. Дополнение к флоре островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 2. С. 268—271.

Нешатаев Ю. Н. и др. Геоботаническая характеристика Дальневосточного государственного морского заповедника (заключительный отчет по теме хоздоговора № 754). Л., 1990. 107 с.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края // Владивосток, 2002, 49 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1980. 151 с.

Пробатова Н. С. Яснотковые, или Губоцветные — *Lamiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1995. Т. 7. С. 294—379.

Пробатова Н. С., Селедец В. П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80—92.

Пробатова Н. С., Селедец В. П., Недолужко В. А., Павлова Н. С. Сосудистые растения островов залива Петра Великого в Японском море (Приморский край). Владивосток, 1998. 115 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II рабоч. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л., 1987. С. 67—90.

Селедец В. П. К ботанико-географическому районированию острова Итуруп (Южные Курилы) // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969. С. 181—192.

Селедец В. П. Растительность острова Большой Пелис // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 115—129.

Селедец В. П., Пробатова Н. С. Дополнение к флоре островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 81—91.

Семкин Б. И., Борзова Л. М. Сравнительный анализ списков видов сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 652—657.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; СПб., 1992. Т. 6, 428 с.; 1995. Т. 7, 395 с.; 1996. Т. 8, 383 с.

Таран А. А. Сосудистые растения // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток, 1990. С. 61—126.

Федина Л. А. Дополнение к флоре сосудистых растений Уссурийского заповедника // Бот. журн. 1985. Т. 7. № 11. С. 1571—1572.

Федина Л. А. Новые виды сосудистых растений Уссурийского заповедника // Бот. журн., 1990. Т. 75. № 5. С. 729—731.

Федина Л. А. Состояние изученности адвентивной флоры Уссурийского заповедника // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия: Матер. 2-й науч. конф., посвященной 60-летию со дня организации Уссурийского заповедника. Владивосток, 1994. С. 133—134.

Федина Л. А. Аралиевые в Уссурийском заповеднике (III Дальневосточ. конф. по заповедному делу 9—12 сент. 1997 г. Тез. докл.). Владивосток, 1997. С. 122—123.

Федина Л. А. Заметки по флоре Уссурийского заповедника // Растения в муссонном климате: Матер. междунар. конф., посвященной 50-летию Ботанического сада-института ДВО РАН. Владивосток, 1998. С. 63—65.

Федина Л. А. Флористические находки в Уссурийском заповеднике // Растения муссонного климата. Тез. 2-й междунар. науч. конф. Владивосток, 2000. С. 219—220.

Харкевич С. С. Состояние и задачи изучения и охраны флористического разнообразия сосудистых растений Приморского края // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия: Матер. 2-й науч. конф., посвященной 60-летию со дня организации Уссурийского заповедника. Владивосток, 1994. С. 33—36.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Чубарь Е. А. Новые виды для флоры островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1620—1622.

Чубарь Е. А. Сосудистые растения островов Дальневосточного морского заповедника (Аннотированный список видов) // Сер. «Флора и фауна заповедников СССР» / Под ред. И. А. Губанова. М., 1992а. 63 с.

Чубарь Е. А. Дополнение к флоре островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 12. С. 131—133.

Чубарь Е. А. Дополнения и изменения к флоре островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 128—130.

Чубарь Е. А. Дополнения к флоре островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 117—119.

Чубарь Е. А. Находка *Matteuccia orientalis* (*Onocleaceae*) в южном Приморье и новые виды для флоры островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн., 1998а. Т. 83. № 3. С. 141—143.

Чубарь Е. А. Дополнения к флоре островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1998б. Т. 83, № 11. С. 117—118.

Чубарь Е. А. Природные особенности района реки Туманной в нижнем течении и сопредельной территории // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. Владивосток, 2000. С. 15—41.

Чубарь Е. А. *Rubus pungens* (*Rosaceae*) — новый вид для флоры России с Дальнего Востока // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 128—135.

Чубарь Е. А. Дополнение к флоре островов Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 162—164.

Чубарь Е. А., Недолужко В. А. Дополнение к флоре островов залива Петра Великого (Японское море) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 125—132.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II рабоч. совещания по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л., 1987. С. 47—66.

SUMMARY

The flora of the islands of the Far East State Marine Reserve comprises 860 species of vascular plants (806 indigenous and 54 alien), 62 of them needing protection. The number of species per 1 km^2 for the islands of the Marine Reserve is 387.7. The flora of the islands is characterized as contrast flora. South-Ussuri and West-Pacific endemic species make up 2 % of the indigenous flora; *Carex pulchrifolia*, *Hierochloë helenae*, *Poa zhirmunskii*, *Rubus pungens* var. *austromaritimus* are local endemics for the islands of the Marine Reserve. 18 species have the limits of their geographic ranges on the islands. Data on taxonomic analyses of the floras of the Far East Marine Reserve, Ussuri Reserve, Kedrovaya Pad Reserve are presented.

© И. В. Татаренко,[1] Т. И. Варлыгина,[2] К. Кондо[3]

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CREMASTRA VARIABILIS* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. TATARENKO, T. I. VARLYGINA, K. KONDO.
BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *CREMASTRA VARIABILIS* (*ORCHIDACEAE*)

[1] Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5
E-mail: irina@mozhaysk.net
[2] Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Москва, Воробьевы горы, Ботанический сад МГУ
[3] Hiroshima University
1—4—3 Kagamiyama, Higashi—Hiroshima City, 739—8526, Japan
E-mail: kkondo@hiroshima-u.ac.jp

Поступила 24.03.2004
Окончательный вариант получен 02.06.2004

Описана морфология вегетативных органов *Cremastra variabilis*. Внутрипочечное развитие побега продолжается 2 года, над землей он существует еще 10 мес. Соцветие полностью сформировано в верхней пазушной почке за 10 мес до начала цветения. Онтогенетическое развитие растения всегда начинается с образования коралловидного микоризома из апекса побега протокорма. Некоторые микоризомы образуют ювенильные автотрофные побеги и через 1—2 года, другие особи развиваются подземно в течение 3—4 лет и формируют крупные взрослые надземные побеги. Растения, имеющие 2-й тип развития микоризомов, переходят к цветению на 1—3 года раньше, чем особи с 1-м типом роста. Микоризомы имеют активную микоризу. Ювенильные особи, утратившие связь с микоризомами, переходят к автотрофному питанию и не имеют микоризы. Корни взрослых растений слабо инфицированы.

Ключевые слова: орхидные, *Cremastra variabilis*, морфология, морфогенез, онтогенез, микориза.

Род *Cremastra* насчитывает 5 видов, распространенных в Гималаях и Восточной Азии. Один из них, *C. variabilis* (Blume) Nakai, произрастает на Дальнем Востоке России (Сахалин, Курильские острова), на юге Кореи и в Японии (Ohwi, 1965; Вышин, 1996). Вид весьма редок на всем протяжении своего ареала (Егорова, Черняева, 1980). *C. variabilis* растет в темнохвойных, широколиственных или смешанных лесах, а также в высокотравных сообществах под пологом *Petasites amplus* Kitam., *Filipendula camtshatica* (Pall.) Maxim., *Polygonum sachalinensis* Fr. Schmidt, *Urtica* sp., *Cacalia* sp. Вид очень теневынослив, требователен к богатству почвы. Популяции обычно немногочисленны, но состояние их весьма устойчивое (Берзан, 1994).

Вид оставался до сих пор малоизученным. В литературе имеются данные о его опылителях (Sugiura, 1996) и грибных симбионтах (Nishikawa, Ui, 1976). Морфологические описания растений данного вида встречаются в региональных флористических сводках (Makino, 1961; Ohwi, 1965; Ворошилов, 1982; Вышин, 1996). Строение монокарпического побега было описано ранее (Татаренко, 1996). В данной статье впервые рассмотрены морфогенез и ритм сезонного развития годичного побега, онтогенез растений, состав популяции и особенности микоризы *C. variabilis*.

Материал и методика

Популяции *Cremastra variabilis* были исследованы на островах Сахалин и Кунашир (Сахалинская обл., Россия), а также на о-ве Хонсю (Префектура Хиросимы, Япония) с использованием общепринятых методик (Ценопопуляции..., 1976). Возрастные структуры изученных популяций были охарактеризованы в соответ-

Морфометрические характеристики возрастных состояний *Cremastra variabilis*

Признак	j	im	vm	g
Длина листа, см	2—6	10—12	25—30	28—32
Ширина листа, см	0.7—1.3	3—3.5	5.5—6.7	5.2—7
Диаметр клубнелуковицы, см	0.5—0.8	1.3—1.6	2.5—4.5	3.1—4.2
Число клубнелуковиц на растение	1—2	3	4—6	4—6
Число корней на годичный прирост	1—3	3—4	10—11	9—13
Длина корней, см	2—7	10—12	15—22	15—25

Примечание. Возрастные состояния: j — ювенильное, im — имматурное, vm — взрослое вегетативное, g — генеративное.

ствии с морфологическими показателями, установленными для отдельных возрастных групп (см. таблицу). В популяции, произрастающей в Японии, была изучена пространственная структура при картировании особей на трансекте 5 × 50 м. Для выявления подземно существующих особей было разобрано 25 проб субстрата объемом 20 × 20 × 10 см. По 5 особей из каждой возрастной группы были взяты для исследования морфологии побегов и микоризы. 3 взрослые особи были пересажены на экспериментальный участок для последующего наблюдения за сезонным развитием побегов. Морфологическое описание побега было проведено по стандартным методикам. Изучение внутрипочечного строения побегов разных порядков в начале, середине и конце лета позволило описать сезонные особенности морфогенеза годичного побега. Интенсивность микоризной инфекции (С) подсчитана по методу И. А. Селиванова (1981) с небольшими модификациями (Tatarenko, 2002).

Результаты и исследования

Морфология вегетативных органов. *C. variabilis* имеет короткое корневище, несущее цепочку из 2—5 клубнелуковиц, между которыми располагаются длинные многолетние корни (рис. 1). Подземная часть годичного побега имеет 1 неутолщенное и 4 утолщенных междоузлия, образующие клубнелуковицу. Клубнелуковица одета низовыми влагалищными листьями, в пазухах которых находятся спящие почки, почка возобновления и генеративная почка (рис. 1). Листорасположение на побеге *C. variabilis* 2-рядное. 3 нижних листа влагалищные, пленчатые, быстро отмирающие. 2 следующих листа сочные, выполняют функцию защиты верхней части побега, причем влагалище листа, прикрывающего генеративную почку, полностью замкнутое. Завершает листовую серию зеленый лист. Апекс побега остается недифференцированным.

В некоторых случаях в роли почки возобновления могут выступать любые другие почки на годичном побеге. Например, нами была обнаружена особь *C. variabilis*, у которой каждый новый годичный прирост формировался из апикальной почки. Цепочковидное корневище, таким образом, нарастало ортотропно, поддерживая определенную глубину размещения почек возобновления относительно поверхности постоянно увеличивающегося сверху слоя слабо разложившегося опада листьев широколиственных пород деревьев.

Морфогенез и сезонный ритм развития побега. Развитие нового годичного побега у *C. variabilis* происходит сходно с таковым у *Ephippianthus sachalinensis* (Татаренко, 1998), *Calypso bulbosa* (Баталов, 2000) и *Dactylostalyx ringens* (Татаренко, Кондо, 2003). Апекс побега закладывается в мае, а в течение лета формиру-

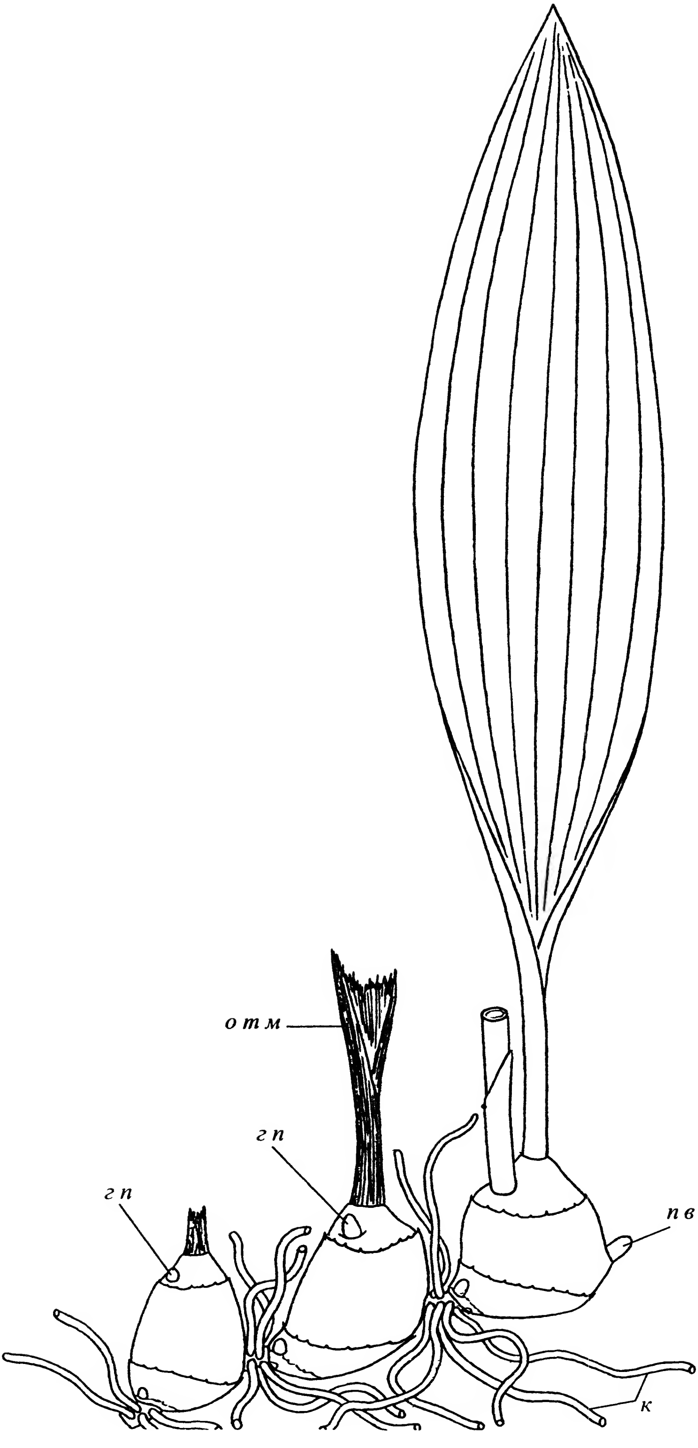


Рис. 1. Растение *Cremastra variabilis* в июне (цветонос удален, низовые влагалищные листья удалены, корни обрезаны).

г п — генеративная почка, *к* — корень, *о т м* — остатки отмершего листа, *п в* — почка возобновления.

ется почка, которая к осени имеет 3 колпачковидных листа. Во время следующего лета побег развивается внутрипочечно. Почка остается под землей. На первом междоузлии побега образуются придаточные корни, длина которых к августу достигает 5 см. В верхней пазушной почке формируется соцветие, развитие которого происходит с начала мая до начала августа. В сентябре начинает разворачиваться надземный зеленый лист, а 4 междоузлия побега постепенно утолщаются. В октябре побег имеет развитый зеленый лист, клубнелуковицу и придаточные корни 10—20 см дл. Побег зимует в таком состоянии. Выход цветочной стрелки и цветение происходят в июне следующего года, и тогда же отмирает зеленый лист. Генеративный побег существует до конца сентября—начала октября и отмирает после созревания семян. Таким образом, внутрипочечное развитие побега продолжается 2 года, а внепочечное — 1 год. Подземный участок побега (клубнелуковица) входит в состав «цепочковидного» корневища и функционирует вместе с корнями еще 3—5 лет. Летом растения находятся в безлистном состоянии около 2—3 мес.

Онтогенез. При разборе почвенных проб было обнаружено 8 подземно существующих молодых растений и 1 растение в состоянии вторичного покоя. Онтогенетическое развитие *C. variabilis* было прослежено со стадии начала образования коралловидного микоризома (рис. 2, *1*). Дальнейшее развитие микоризомов *C. varibilis* может проходить по 2 «сценариям». Одни микоризомы 1-го или 2-го года жизни (размером около 0.8—1.5 см) формируют апикальный корневищный участок побега и слабо утолщенную клубнелуковицу, несущую первый зеленый лист (рис. 2, *1*—*3*). Корни располагаются на первом междоузлии каждого годичного прироста. Ювенильные автотрофные побеги быстро утрачивают связь с первичными микоризомами. Каждый последующий годичный побег имеет более крупный лист, клубнелуковицу и несет большее число более длинных корней, по сравнению с побегом предыдущего года. Количественные характеристики позволяют выделять группы ювенильных, имматурных и взрослых растений (см. таблицу). Различия между взрослыми вегетативными и генеративными побегами незначительны. Особи, находящиеся в генеративном возрастном состоянии, образуют цветономы не каждый год. Временно нецветущие особи по размерам их вегетативных органов относятся к группе взрослых вегетативных растений.

Другие растения существуют в виде подземных микоризомов в течение 3—4 лет. Микоризомы сильно ветвятся и достигают размеров 3 × 4 и даже 6 × 8 см. После стадии подземного роста особи переходят во взрослое вегетативное состояние, образуя первый зеленый лист и клубнелуковицу крупных размеров (рис. 2, *4*). Мы не наблюдали образования генеративных органов непосредственно на микоризомах. Возможность образования сразу 2 крупных клубнелуковиц на одном микоризоме, причем 1 из них несла генеративный побег, была показана ранее (Maekawa, 1975).

Обычно годичные приросты как ювенильных, так и взрослых особей *C. variabilis* состоят из 5 междоузлий. Исходя из этого, можно оценить продолжительность жизни особи. Например, изображенное растение (рис. 2, *2*) формировалось в течение 3 лет. Продолжительность прегенеративного периода онтогенеза составляет 6—8 лет у особей, развивающихся по первому «сценарию». Особи, формирующие крупные микоризомы, способны перейти к цветению раньше, в возрасте 4—5 лет. Продолжительность онтогенетических периодов сильно варьирует у отдельных особей.

При разборе почвенных проб было обнаружено растение, находившееся в состоянии вторичного покоя. Оно не образовывало наземный побег в течение 2 лет, но формировало клубнелуковицы, размеры которых последовательно уменьшались от 2.2 см до 1.1 см в диаметре. Число корней на этих подземных годичных бы-

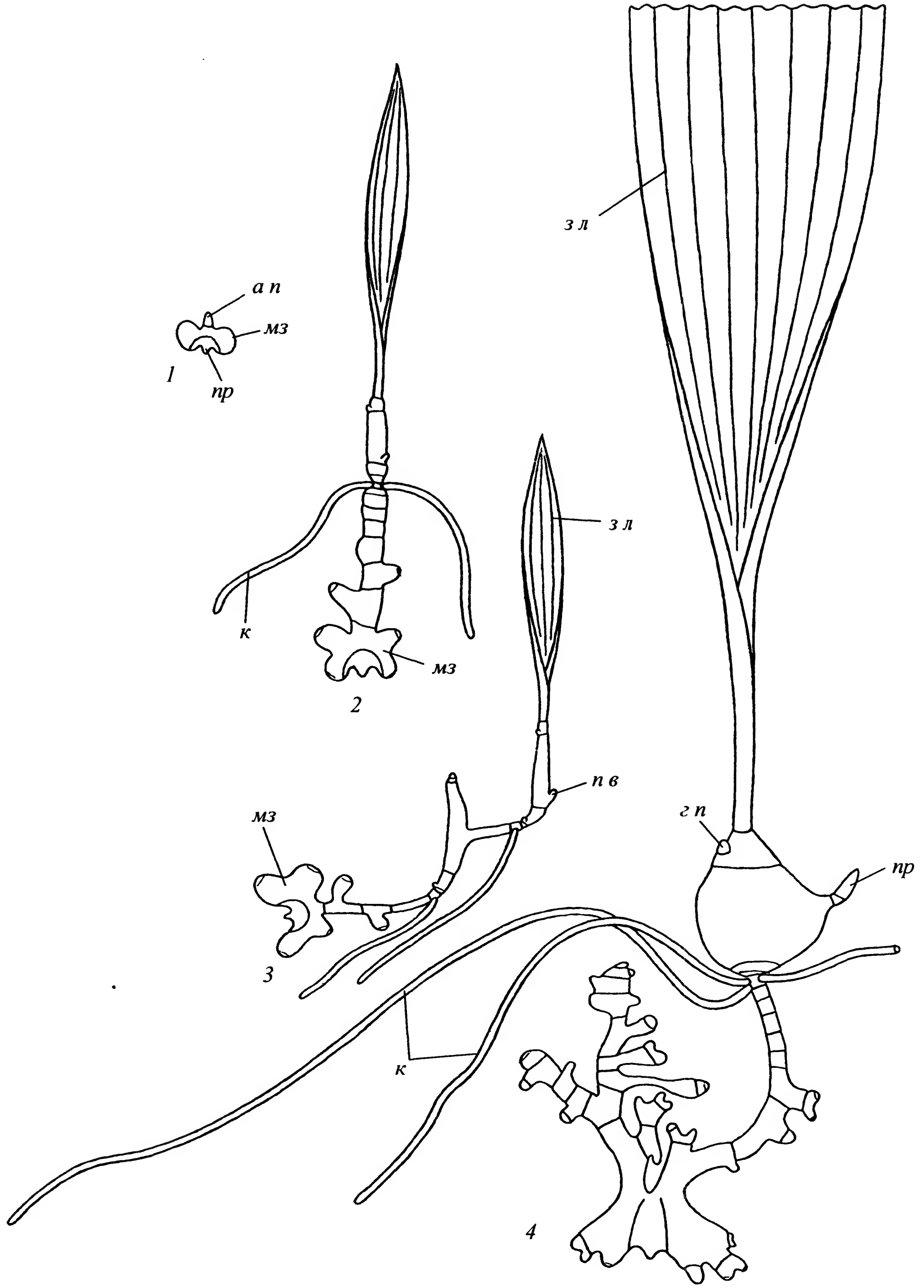


Рис. 2. Два варианта развития побегов *Cremastra variabilis*: с быстрым переходом к формированию ювенильных автотрофных побегов (*1—3*), с длительным ростом коралловидного микоризома, на котором образуется не ювенильный, а взрослый автотрофный побег (*4*).

1 — коралловидный микоризом на ранней стадии развития, *2* — ювенильное растение с первым апикальным побегом, *3* — ювенильное растение с первым боковым побегом, *4* — взрослое растение (чешуевидные и влагалищные листья удалены). *а п* — апекс побега, *з л* — зеленый лист, *мз* — микоризом, *пр* — протокорм. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ло невелико (1—3), и их длина не превышала 5 см, что соответствует размерам ювенильных особей (см. таблицу).

Строение популяций. Вид *C. variabilis* на о-ве Сахалин встречался единичными, отдельными растениями или группами, насчитывавшими не более 3 особей в каждой. Популяция, изученная на о-ве Кунашир, состояла из 14 особей, 7 из которых были взрослыми вегетативными растениями. Популяция, изученная в Японии, была более многочисленной (39 особей). В ней были представлены особи разных возрастных состояний: относительная численность генеративных и взрослых вегетативных растений составляла 21 и 23 % соответственно. Около 30 % от общей численности популяции приходилось на долю имматурных растений. В популяции были обнаружены ювенильные растения, подземно существующие в виде микоризомов, а также ювенильные особи, образовавшие первые зеленые листья. 1 растение находилось в состоянии вторичного покоя.

Особи на участке произрастания размещались рассеянно, на расстоянии от 0.6 до 4.5 м друг от друга. Такая пространственная структура популяции свойственна видам с преобладанием семенного способа размножения (Ценопопуляции..., 1976). В популяции, изученной в Японии вегетативное размножение не было отмечено, тогда как в популяции на о-ве Кунашир 3 особи из 14 образовали клоны, состоявшие из 2—3 парциальных побегов. Учитывая тот факт, что продолжительность жизни клубнелуковиц составляет около 3—5 лет, можно определить время разделения клона на самостоятельно существующие особи.

Вид успешно растет в культуре в Ботаническом саду МГУ, где число побегов в клоне ежегодно увеличивается.

Микориза. У особей *C. variabilis* интенсивность микоризной инфекции меняется в ходе онтогенеза. Протокормы, микоризомы и образовавшиеся на них подземные побеги имели активную микоризу. Клубки гиф грибов (пелотоны) занимали все междоузлия микоризомов, за исключением верхушечных, расположенных непосредственно под апексами побегов. Пелотоны размещались в наружном слое паренхимы, составляющем около половины ее толщины. Внутренний слой паренхимы вокруг сосудистого пучка выполнял функцию переваривания гриба и запаса питательных веществ. В подземных некоралловидных побегах микориза была локализована неравномерно. Часть междоузлий оставались свободными от грибов, в других же междоузлиях пелотоны занимали лишь около 20 % клеток паренхимы.

В придаточных корнях ювенильных побегов, имевших зеленые листья, микориза отсутствовала. В старых корнях взрослых растений популяции, произрастающей в Японии, интенсивность микоризной инфекции варьировала от 4—5 до 32—40 %, при этом грибы распространялись по длине корня очень неравномерно. Большая часть пелотонов находилась в полупереваренном состоянии. В молодых корнях, образовывавшихся на новом годичном побеге, микориза не была обнаружена. Особь, находившаяся в состоянии вторичного покоя, не имела микоризы. Корневища и клубнелуковицы растений всех возрастов не содержали микоризу. Интенсивность микоризной инфекции в корнях взрослых растений, собранных на о-ве Кунашир, составляла 12 % (Татаренко, 1996).

Обсуждение результатов

Род *Cremastra* включен в трибу *Maxillarieae* подсем. *Vandoideae* (Dressler, 1981). По морфологии вегетативных органов *C. variabilis* очень близок к *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl. и *Kitigorchis itoana* F. Maekawa, хотя различия в строении цветков столь значительны, что растения принадлежат к 3 разным родам. Сезонные процессы развития побегов у этих видов также весьма сходны, хотя *O. patens* характеризуется более продолжительным внутрипочечным развитием побега (Tatarenko, Kondo, 2003). Внутрипочечное развитие *C. variabilis* весьма сходно с таковым *Dactylostalyx ringens* (Татаренко, Кондо, 2003).

Нарастание первичных микоризомов *C. variabilis* относятся к 3-му типу (Vinogradova, Andronova, 2002), когда протокорм формирует утолщенный подземный первичный побег, содержащий микоризный гриб в клетках коры. По этому признаку *C. variabilis* сходен с *Oreorchis patens* и *Calypso bulbosa*, разветвленные микоризомы которых были описаны в литературе как протокормы этих видов (Ракова, 1992; Виноградова, Филин, 1993; Татаренко, 1996). Интенсивное ветвление первичного побега характерно также для *Kitigorchis itoana* и *Dactylostalyx ringens* (Maekawa, 1975). Образование коралловидно ветвящихся корневищ принято связывать с воздействием микоризных грибов. Однако многие из вышеперечисленных растений образуют разветвление корневища и в асимбиотической культуре, при отсутствии гриба. Например, прорастание семян с образованием коралловидных первичных побегов было описано у *Calypso bulbosa* (Stoutamire, 1983; Rasmussen, 1995) и у *Cremastra unguiculatum* (Stoutamire, 1974). По наблюдениям П. В. Куликова (1995), *C. bulbosa* на асимбиотических средах может сначала формировать нормальный побег с клубнелуковицей и зеленым листом, а потом образовывать коралловидное корневище в качестве запасающего органа.

По-видимому, интенсивное ветвление первичных побегов является генетически закрепленным признаком у большинства представителей триб *Maxillarieae*, *Cymbidieae*, *Calypsoeae*, *Epipogieae.* На первых этапах онтогенеза боковые побеги образуются в виде лопастей и заселяются грибами. Лопасти достигают бóльших или меньших размеров. При переходе особи к образованию клубнелуковиц боковые побеги закладываются в виде почек. В онтогенезе таких видов, как *Cremastra variabilis*, *Oreorchis patens*, *Kitigorchis itoana*, *Cymbidium goeringii* (Reichenb. fil.) Reichenb. fil., *C. kanran* Makino, рано или поздно происходит весьма резкий переход к автотрофному питанию и смене места запасания питательных веществ. Цветоносы образуются на клубнелуковицах из пазушных почек. У *Dactylostalyx ringens* микотрофный тип питания также меняется на автотрофный после появления первого зеленого листа. Однако образования клубнелуковиц у данного вида не наблюдается, а функцию запаса питательных веществ преимущественно берет на себя корень. У других видов, таких как *Corallorhiza trifida* и *Cymbidium nipponicum* (Fr. et Savat.) Makino, автотрофная фаза отсутствует в онтогенезе особи, запасные питательные вещества откладываются в текущем годовом приросте коралловидного корневища. Цветоносы возникают на боковых ветвях коралловидных корневищ.

В ходе онтогенеза особей *Cremastra variabilis* происходит смена типов питания. Микоризомы всегда имеют активную микоризу, обеспечивающую рост особей. Интенсивность микоризной инфекции в микоризомах достигает 80 %. Однако микориза практически отсутствует в корнях ювенильных и имматурных особей, образовавших зеленые листья и клубнелуковицы. После отмирания микоризомов растения получают питательные вещества только за счет фотосинтеза. Обнаруженная нами особь, находившаяся в состоянии вторичного покоя, не имела микоризы, что подтверждает наши предположения о слабой зависимости покоящихся растений от питания при помощи микоризных грибов (Татаренко, 1995, 1996).

Интенсивность микоризной инфекции одинаково низка у растений из популяций как в Японии, так и на Курилах. Данные по микоризе *C. variabilis* подтверждают наши наблюдения, сделанные для ряда других видов орхидных, например

Cypripedium calceolus L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Habenaria radiata* (Thunb.) Spreng., *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames, *Oreorchis patens*, о том, что растения одного вида в разных частях его ареала имеют сходную интенсивность микоризной инфекции (Татаренко, 1996; Tatarenko, 2002).

Благодарности

Исследование поддержано Японским обществом содействия развитию науки в 2000 г., а также грантом президента РФ на поддержку ведущих научных школ на выполнение научных исследований «Исследование закономерностей формирования растительного покрова Земли как важнейшего компонента биосферы» (проект № НШ-2125.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баталов А. Е. Структура и морфогенез побегов *Calypso bulbosa* в Архангельской области // Морфофизиология специализированных побегов у многолетних травянистых растений. Сыктывкар, 2000, С. 34—36.

Берзан А. П. Редкие виды сосудистых растений острова Кунашир // Растения Красных книг в заповедниках России. Сб. научн. тр. М., 1994. С. 130—144.

Виноградова Т. Н., Филин В. Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 98. Вып. 2. С. 61—73.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б. Ятрышниковые, или орхидные — *Orchidaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. 382 с.

Егорова Е. М., Черняева А. М. Редкие и исчезающие виды растений Сахалина и Курильских островов // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 116. 1980. С. 64—72.

Куликов П. В. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995.

Ракова М. В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1992. 175 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 64—72.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с.

Татаренко И. В. Экобиоморфологические особенности *Ephippianthus sachalinensis* (*Orchidaceae*) // Растения муссонного климата. Владивосток, 1998. С. 111—113.

Татаренко И. В., Кондо К. Биоморфологические особенности *Dactylostalyx ringens* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 62—67.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 214 с.

Dressler R. L. The Orchids: natural history and classification. Cambridge, Massachusetts, 1981.

Maekawa F. The wild orchids of Japan in colour. Tokyo, 1975.

Makino T. Illustrated flora of Japan. Tokyo, 1961. 1060 p.

Nishikawa T., Ui T. Rhizoctonia's isolated from wild orchids in Hokkaido // Transact. Mycol. Soc. Japan. 1976. Vol. 17. P. 77—84.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, D. C., 1965. 1066 p.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge, 1995. 444 p.

Stoutamire W. P. Terrestrial orchid seedlings // The orchids: Scientific studies. New York, 1974. P. 101—129.

Stoutamire W. P. Early growth in North American terrestrial seedlings // North American terrestrial orchids. Symposium II. Proceedings and lectures. Ann. Arbor, 1983. P. 14—24.

Sugiura N. Pollination biology of *Cremastra appendiculata* var. *variabilis* (*Orchidaceae*) // Plant Species Biol. 1996. Vol. 11. P. 185—187.

Tatarenko I. V. Intensity of mycorrhizal infection in some orchid populations in Japan // Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Leiden, 2002. P. 167—183.

Tatarenko I. V., Kondo K. Seasonal development of annual shoots in some terrestrial orchids from Russia and Japan // Plant Species Biol. 2003. Vol. 18. N 1. P. 43—55.

Vinogradova T. N., Andronova E. V. Development of orchid seeds and seedlings // Orchid biology: reviews and perspectives. VIII. Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 167—234.

SUMMARY

Growth characteristics of *Cremastra variabilis* were studied for the first time. The inside-bud morphogenesis of a shoot lasts two years. The above ground portion of shoot, including one metamere with apex and a green leaf, lasts for ten months from September. The completely formed flower stays inside the axillary bud during a winter. At the beginning of ontogeny a plant forms protocorm and primary coralloid mycorhizome. Some plants develop juvenile shoots bearing corms and foliage leaves at the second or third year of mycorhizome growth. Other plants form big mycorhizome for three or four years, and produce large mature shoots with corms and foliage leaves. Plants from the second group may come to flowering 1—3 years earlier than plants from the first group. Mycorhizomes are heavily infected by mycorrhiza. Juvenile plants, which lost their connection with mycorhizome, are free of mycorrhiza. Mature plants are weakly infected, mostly in their old roots. Plant staying in condition of the secondary dormancy do not have mycorrhiza.

УДК 581.52 : 633.264 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© Р. А. Бадритдинов

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ *FESTUCA ARUNDINACEA* (*POACEAE*)

R. A. BADRITDINOV. REPRODUCTIVE STRATEGY OF *FESTUCA ARUNDINACEA* (*POACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383)230-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 11.06.2004

Изучено формирование структур цветка *Festuca arundinacea* (2n = 42) и показана их функциональная обусловленность. Установлено, что уровень семенной продуктивности зависит от возраста растений и метеофакторов. В системе семенного размножения амфимиктичность близка к облигатной, а автофертильность факультативна. Определена длительность флорального периода и показано варьирование метеофакторов при его прохождении. Выявлены тип диссеминации, жизнеспособность и долговечность семян.

Ключевые слова: *Festuca arundinacea*, структура цветка, семенная продуктивность, жизнеспособность семян, диссеминация, репродуктивная стратегия.

Репродуктивные системы видов в роде *Festuca* L. способствуют их расселению и воспроизводству в самых разнообразных экологических условиях. Актуальность исследования репродуктивной стратегии *Festuca arundinacea* Schreb. (овсяницы тростниковой) — ценного кормового (Синская, 1964; Кириллов, 1974), почвозащитного (Пленник и др., 1989) и декоративного (Чижиков, 1981) злака — вызвана прежде всего выявлением способности вида к семенному воспроизводству, получению жизнеспособных семян и семенного потомства при выращивании в Сибири. В полиплоидном комплексе вида (2n = 28, 42, 70) (Хромосомные..., 1961) значительной экологической пластичностью и наиболее благоприятным выражением ценных признаков выделяется гексаплоидная форма (Левитский, Кузьмина, 1927). Однако репродуктивный цикл форм и их стратегии в воспроизведении не выяснены. И это при том, что показатели репродуктивного цикла, как указывает Р. Е. Левина (1981), крайне изменчивы и конкретны для определенных условий.

Необходимость изучения репродуктивной стратегии вида представляет также особый интерес в условиях возрастающего влияния антропогенных факторов на природную среду и при «увеличении числа адвентивных и синантропных видов в региональных флорах» (Тихомиров, 1989) под влиянием глобального изменения климата Земли.

Ареал *F. arundinacea* — европейско-западно-азиатский (Meusel et al., 1965). Вид встречается в Средней и Атлантической Европе, Скандинавии, Средиземноморье, Малой Азии, Иране, Джунгарии, в европейской части России, на Кавказе, Южном Урале, а также как заносное растение в Северной Америке и во внетропических странах (Цвелёв, 1976). Встречается и в Западной Сибири (Курганская и Омская области) (Флора..., 1990).

Вид сформировался в период альпийского орогенеза (Алексеев, 1980). В естественных условиях предпочитает невысыхающие, влажные, в основном нейтральные почвы (Ellenberg, 1974) и произрастает на лугах обычно близ морского побережья, солонцеватых лугах, иногда на меловых и известняковых обнажениях до нижнего или среднего горного пояса (Цвелёв, 1976).

F. arundinacea ($2n = 42$) — сегментальный полиплоид. Предполагается, что амфиплоид состоит из двух геномов и субгенома АА ВВ B^1B^1, где А-геном гомологичен обнаруженному у *F. pratensis* L. ($2n = 14$) (Malik, Tripathi, 1970). И хотя генетическая система *F. arundinacea* ($2n = 42$) стабилизирует фертильность, данные о ее реализации при различных сочетаниях абиотических факторов по конкретным местам произрастания крайне недостаточны. Например, для Сибири есть лишь указания о перспективности использования вида в таежной зоне на севере Томской обл. (Соснин, 1982), для рекультивации нарушенных земель в лесостепной зоне Кузнецкой котловины (Доронькина, 1999, 2002) и его сезонном ритме развития при выращивании в Новосибирске (Бадритдинов, 2003).

Сведения о системе полового размножения *F. arundinacea* весьма противоречивы: это — перекрестноопыляющийся вид с коэффициентом самонесовместимости 7.1 (Troll, 1931), автостерильный вид (East, 1940) и вид со средней или промежуточной автофертильностью (Smith, 1944).

Изучение репродуктивной стратегии вида в лесостепной зоне Западной Сибири, вне пределов ареала вида, где при 1-м «коллекционном испытании его в 1972—1974 гг. все растения полностью вымерзли» (Нагибин, 1976), представляет значительный интерес также в связи с необходимостью познания адаптивного потенциала вида к расселению и самовозобновлению, в том числе при одичании.

Цель нашей работы — изучить механизм формирования структур цветка *F. arundinacea*, семенную продуктивность и влияние на ее уровень метеоусловий и возраста растений, особенности семенного воспроизводства, жизнеспособность и долговечность семян, а также диссеминацию при выращивании в лесостепной зоне Западной Сибири.

Материал и методика

Исходный семенной материал был получен по делектусу и высеян на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН) (г. Новосибирск, Академгородок) в 1978 г. Почвы участка — серые лесные, слабооподзоленные (Дьяконова, 1975). Климат местности резко континентальный с коротким, нередко засушливым и жарким летом и с холодной, суровой зимой (Климат..., 1979).

Из 33 популяций различного эколого-географического происхождения по комплексу признаков, характеризующих вегетативную и репродуктивную сферу растений, была выделена гексаплоидная (2n = 42) популяция, происходящая из Белоруссии (Бот. сад университета, Минск). Семена этой популяции репродукции ЦСБС СО РАН пересевали через 1—2 года на участках площадью 400—800 м^2 с междурядьями 70 см на глубину 1.0—1.5 см для изучения репродуктивной способности растений в посевах в диапазоне 2—9 лет жизни с 1981 по 1990 г. Фенологические наблюдения проводились через 1—2 сут. (Методы..., 1966; Бейдеман, 1974; Методика..., 1979) с 1979 по 1993 г. Среднесуточную температуру воздуха (+ °С) и сумму осадков (мм) по фазам вегетации определяли по данным Западно-Сибирского управления по гидрометеорологии со станции «Огурцово».

Семенную продуктивность изучали по методу Т. А. Работнова (1960). За единицу учета принимали репродуктивный побег. Потенциальная семенная продуктивность побега равна числу семязачатков в соцветии. Реальную семенную продуктивность побега определяли по числу зерновок в соцветии. Коэффициент семенной продуктивности (%) определяли из отношения реальной продуктивности к потенциальной (Методические..., 1980). Соцветия с затвердевающим эндоспермом зерновок срезали до начала фазы диссеминации и вкладывали в бумажные пакеты. Отбор соцветий в посевах разных лет жизни выполняли произвольно в 1988, 1989 и 1990 гг. Для определения способности растений разных лет жизни к инцухту до начала цветения изолировали соцветия пергаментными изоляторами, не удаляя верхний лист. По концам изолятора в местах перетяжки вкладывали ватный тампон для полного предупреждения попадания пыльцы из внешней среды. Побеги с изолированными соцветиями поддерживались с помощью металлического каркаса, что способствовало их сохранности. Коэффициент самонесовместимости (η) определяли как отношение плодовитости при свободном режиме цветения к таковой при инцухте (Полиморфизм..., 1981). Опыт проведен в 1989 г.

При изучении структуры цветка и колоска использовали стереоскопический микроскоп МБС-I, а для измерений — окуляр-микрометр. Измерения и наблюдения выполняли на живом материале: 10—15 цветков с 10 побегов растений разных лет жизни. Для определения длительности жизни цветка и стадий его развития этикетировали готовые к раскрытию цветки с указанием времени начала его раскрывания, длительности роста тычиночных нитей, пыления и замыкания чешуй (Пономарев, 1960). Каждое состояние цветка зарисовывали с натуры. Стадии развития цветка выделяли как последовательные состояния его фертильных частей, различающиеся вследствие их роста и развития, продолжительности и взаиморасположения со стерильными частями при цветении.

Ежегодно собранные семена после ручной очистки хранили в бумажных пакетах в условиях лабораторного помещения в течение 1—11 лет (период сбора 1979—1989 гг.). Определяли всхожесть, энергию прорастания (через 7 дней), массу 1000 семян (Международные..., 1969), жизнеспособность семян (проращиванием в термостате ТС-80М-2 при постоянной температуре +24 °С). Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге (№ 89) в 4—6 повторностях по 100 шт. в каждой. Субстрат увлажняли дистиллированной водой. Для определения массы зерновки по 100 шт. взвешивали в 10—15-кратной повторности. Опыт проведен в сентябре 1990 г.

Числа хромосом определяли в клетках корневой меристемы проростков семян репродукции 1988—1990 гг. Определение выполнил старший научный сотрудник ЦСБС СО РАН А. А. Красников.

Определяли способ и дальность распространения диаспор (Левина, 1960). Дальность рассеивания плодов определяли у 12—15 генеративных растений, отстоящих на 2.5—3.0 м друг от друга — измеряли расстояние от основания побега до опавших плодов (1988—1990 гг.). Дополнительные наблюдения проведены также в посевах у краевых растений разных лет жизни. Статистическая обработка и проверка степени достоверности полученных данных выполнены по Г. Н. Зайцеву (1984).

Результаты и обсуждение

Соцветие и цветок. Соцветие *Festuca arundinacea* развивается во влагалище кроющего листа репродуктивного побега. В начале колошения верхушка соцветия выдвигается из полости влагалища и при этом пластинка листа направлена вертикально. По мере выдвижения соцветия и продолжающегося роста генеративного побега листовая пластинка отклоняется. К концу фазы колошения пластинка листа направлена горизонтально и рост побегов завершается. Соцветие *F. arundinacea* является ботрическим (рацемозным), типа сложной кисти 20—33 см дл. Ветвление оси I и последующих порядков моноподиальное. Междоузлия осей раскидистой сложной метелки с шероховатыми веточками укорачиваются акропетально. Число междоузлий главной оси соцветия варьирует в пределах 8—15. Базальное междоузлие превышает по длине апикальное в 6—8 раз. От оси I порядка поочередно отходят оси II порядка, которые, в свою очередь, ветвятся до III реже IV порядков. Каждая ось соцветия заканчивается 4—8 цветковыми колосками 11.0—17.0 мм дл. и 3.0—4.0 мм шир. Цветок двуполый с билатеральной симметрией (рис. 1). Редукция цветков в пределах колоска выражена акропетально. Соотношение базального цветка к терминальному по высоте и ширине составляет 1 : 2.

Рассматривая структуру цветка «как функциональную единицу» (Фегри, ван дер Пэйл, 1982), в механизме его формирования у *F. arundinacea* нами выделено 8 стадий, отражающих рост и развитие фертильных частей и их взаиморасположение со стерильными частями (рис. 2). Во время I стадии чешуи цветка плотно сомкнуты. Пыльники плотно прижаты друг к другу и между ними находятся сложенные рыльца пестика. Рост пыльников завершается к началу цветения. II стадия — отклонение нижней цветковой чешуи от верхней. В момент образования щели между чешуями рыльца также сложены, хотя пыльники не сомкнуты плотно. С переходом в III стадию расстояние между чешуями увеличивается. Начинаются рост тычиночных нитей и расхождение рыльцевых ветвей гинецея. IV стадия характеризуется удлинением нитей, вследствие чего пыльники и рыльца пестика выводятся наружу. Рост тычиночных нитей длится 25—30 мин. Затем (V стадия) нижняя цветковая чешуя отклоняется от верхней предельно на 3.5—4.0 мм. Перистые рыльца также максимально выводятся за пределы цветковых чешуй. Рост тычиночных нитей завершается, образуется стомиум, и начинается пыление. Длительность пыления — 15—20 мин. Интенсивность роста тычиночной нити — 0.3 мм/мин. К окончанию пыления пыльники растрескиваются по всей длине. По окончании пыления (VI стадия) начинается отмирание андроцея. Тычиночные нити сокращаются, пыльники деформируются и опадают. Но рыльца пестика также предельно выдвинуты, как и при прохождении V стадии. Во время VII стадии рыльца начинают складываться, но они не имеют признаков увядания. Нижняя цветковая чешуя начинает смыкаться с верхней. Завершает рост и развитие цветка VIII стадия, когда рыльца складываются в полости верхней цветковой чешуи, а нижняя чешуя плотно смыкается с ней и цветок закрывается. Продолжительность раскрытого состояния

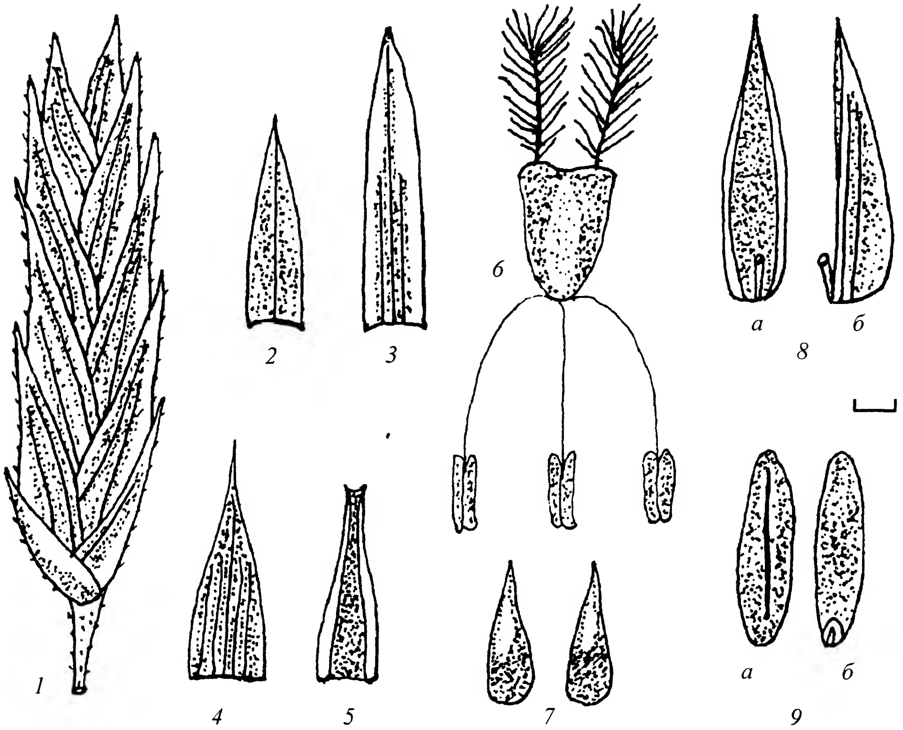


Рис. 1. Колосок, части цветка и плод у *Festuca arundinacea*.

1 — общий вид колоска, *2* — нижняя колосковая чешуя, *3* — верхняя колосковая чешуя, *4* — нижняя цветковая чешуя, *5* — верхняя цветковая чешуя, *6* — гинецей и андроцей, *7* — лодикулы, *8* — антеций (*а* — вид с вентральной стороны, *б* — вид сбоку), *9* — зерновка с удаленными чешуями (*а* — вид с вентральной стороны, *б* — вид с дорзальной стороны). Масштабная линейка — 5 мм.

цветка 3.5—4.0 ч. Таким образом, фертильные части цветка созревают гомогамно. Ось цветка в колоске при цветении не отклоняется. Если при выдвижении соцветия отклоняется пластинка кроющего листа, то при цветении отклоняется нижняя цветковая чешуя при неподвижной верхней.

Цветоложе, несущее фертильные части цветка, находится в полости, образованной верхней цветковой чешуей и лодикулами, что способствует защите завязи, являющейся верхней, при раскрытом состоянии цветка. Завязь обратнояйцевидной формы, 0.6—0.7 мм выс. и 0.4—0.5 мм шир., голая, с двумя сидячими рыльцевыми ветвями I порядка 1.1—1.3 мм дл. Густота ветвей II порядка возрастает акропетально. В раскрытом цветке рыльца превышают завязь по длине в 1.9 раза. Андроцей представлен 3 тычинками с 4-гнездными пыльниками 3.1—3.3 мм дл. В закрытом цветке 2 из них прилегают к адаксиальной стороне верхней цветковой чешуи, а 1 расположен вентрально. Пыльники желтого цвета и выдвигаются из цветка на повисающих округлых тычиночных нитях 5.0—5.2 мм дл.

Анализ полученных нами данных показал, что в период роста и развития цветка функции чешуй различаются. Как отмечал В. Г. Александров (1950), смена функций влечет за собой и изменение структурных особенностей. Нижняя цветковая чешуя *F. arundinacea* продолговато-ланцетовидная, 6.0—6.3 мм дл. и 1.4—1.6 мм шир., слабокилеватая и с 5 жилками. Плотная кожистая чешуя выделяется темно-зеленым цветом ассимиляционной ткани. По краю чешуя имеет пленчатое прозрачное обрамление. Жилки выражены ясно, особенно центральная, кото-

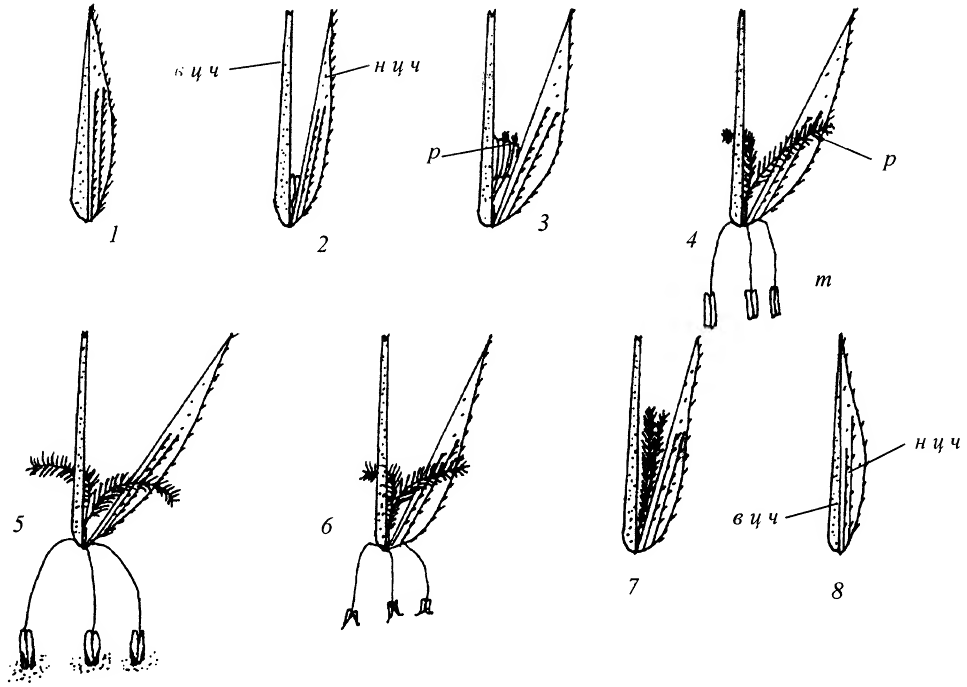


Рис. 2. Схема механизма раскрывания цветка у *Festuca arundinacea*.

1—8 — стадии развития цветка. Пояснение в тексте. *в ц ч* — верхняя цветковая чешуя, *н ц ч* — нижняя цветковая чешуя, *р* — рыльце, *т* — тычинка.

рая проходит по длине всей чешуи, завершаясь у ее пленчатой части. Боковые жилки достигают лишь ¾ длины чешуи. Жилкование параллельное. В основном над жилками расположены трихомы эпидермального происхождения, направленные верхушками к апикальной части чешуи и выполняющие защитную функцию. Как отмечают Б. Джунипер и К. Джеффри (1986), они формируют пограничный слой воздуха, регулируя через него тепловой режим над поверхностью чешуи. Центральная жилка, а также плотная структура чешуи обеспечивают ее подвижность при «открывании—закрывании» цветка. В то же время верхняя цветковая чешуя 4.0—4.3 мм дл. и 0.7—1.0 мм шир. не имеет центральной жилки и характеризуется двукилевостью. 2 боковые жилки в средней части расходятся (рис. 1). Граница между плотной частью чешуи и ее пленчатыми краями проходит по боковым жилкам. Таким образом, неподвижность чешуи и усиление ее защитной функции привели к полной редукции центральной жилки и расхождению боковых для расширения образуемой полости и укрепления ее границ. Усиление функций боковых жилок привело к двукилевости верхней чешуи. Точно так же усиление функции центральной жилки нижней чешуи привело к ее большей выраженности, однокилевости и частичной редукции боковых жилок. Следует отметить, что в пластинке кроющего листа из жилок (18 ± 0.1) также наиболее выражена центральная, функциональное усиление которой ведет к «однокилевости». Боковые проводящие пучки, выраженные с аба- и адаксиальной сторон пластинки, создают ребристость и обеспечивают ее равновесие и подвижность в пространстве. Их соотношение — 1 : 1, как и соотношение боковых жилок в нижней цветковой чешуе. Таким образом, особенности структуры и формы цветковых чешуй обусловлены их функцией, обеспечивающей механизм цветка.

К 2 базальным цветкам колоска на ½ их длины прилегают колосковые чешуи. Нижняя колосковая чешуя (пленчатой структуры, 4.5—5.0 мм дл., 0.6—0.8 мм шир.) с 1 центральной жилкой, плотная вдоль этой жилки. Верхняя колосковая чешуя (5.5—5.8 мм дл., 0.9—1.2 мм шир.) с 3 параллельными жилками. Наиболее выражена центральная, а наименее — 2 боковые, достигающие ½ длины чешуи. Вдоль жилок структура чешуи плотная, как и у нижней колосковой чешуи, и является участком редуцированной ассимиляционной ткани. Обе чешуи ланцетовидные, на спинке с короткими трихомами по центральной жилке. Колосковые чешуи не влияют на базальные цветки колоска, прилегая к их нижним цветковым чешуям. Они представляют собой сильно редуцированные видоизмененные листья, выполнявшие в прошлом, вероятно, защитную (основную) функцию для цветков колоска. В настоящее время эта функция выполняется цветковыми чешуями. Таким образом, варьирование числа жилок в пределах 2—5 у цветковых чешуй и 1—3 у колосковых чешуй, различия в проводящей системе в связи с усилением или редукцией жилок, а также изменение форм чешуй отражают смену их функций. В то же время чешуи и кроющий лист, являясь гомологичными частями побега, различаются по характеру варьирования числа жилок. Если у цветковых и колосковых чешуй V = 0, то у кроющего листа V = 3.0 %. Это указывает не только на структурную и функциональную лабильность листьев и диапазон их форм, но и на то, что изменение их функций приводит к различной степени их зависимости от внешней среды.

Раздвигание цветочных чешуй при цветении злаков относится к категории тургорных движений и вызывается внезапным и быстрым набуханием лодикул (Пономарев, 1964). Такое представление разделяют и другие (Банникова, 1964; Evans, 1965; Clayton, 1990). По мнению Н. Н. Цвелёва (1976), функция раздвигания цветковых чешуй, нередко принимаемая за основную функцию лодикул, очень сомнительна. По данным А. В. Добротворской (1965), защитная роль лодикул ясно выражена у более примитивных злаков и возможно их активное участие в процессах обмена веществ, в регулировании водного режима в период формирования репродуктивных органов цветка и в какой-то степени в раскрывании цветка. Отмечается также, что в ходе эволюции злаков наблюдается вполне отчетливая смена функций лодикул от защитной к запасающей (Петрова, Цвелёв, 1974). Есть также данные о том, что некоторые злаки, лишенные лодикул, открываются иначе (Soreng, Davis, 1998).

Полученные нами данные показали, что 2 вентрально расположенные лодикулы плотно прилегают к завязи как при закрытом, так и при открытом состоянии цветка *F. arundinacea*. Лодикулы ланцетовидные, однолопастные, без трихом и с выраженным утолщением в базальной части, переходящим в тонкопленчатую заостренную верхушку (рис. 1). В цветке они тесно сближены и вместе с цветковой чешуей закрывают не только завязь, превышая ее по высоте в 1.8 раза, но и основание нити вентральной тычинки.

При цветении *F. arundinacea* происходит не раздвигание цветковых чешуй, а лишь отклонение нижней цветковой чешуи. К моменту отклонения чешуи лодикулы плотно прижаты к завязи, а к чешуе прилегает пыльник вентральной тычинки, завершающий свой рост. Однако из этого не следует, что чешуя может отклоняться из-за его давления, ибо тогда следовало бы допустить еще большее, в 2 раза, давление на верхнюю цветковую чешую 2 пыльников дорзальных тычинок. Но эта чешуя неподвижна всегда. Судя по размерам лодикул в момент отклонения чешуи, им пришлось бы отклонить чешую, превышающую их по площади в 13 раз, и для этого, очевидно, им необходимо иметь соответствующую раздвигающую или отталкивающую силу. Следовало бы также допустить, что замыкание чешуй есть следствие уменьшения размеров лодикул. Но в момент отклонения чешуи при открытом цветке и при его закрывании длина и ширина лодикул не изменялись и составили 1.15 и 0.35 мм соответственно. Следовательно, причина отклонения чешуи и ее замыкания кроется в изменении состояния самой чешуи, а не лодикул или других частей цветка, что подтверждается данными В. Г. Александрова и О. В. Александровой (1949). Отклонение чешуи осуществляется, вероятно, специализированными клетками при основании чешуи (Петрова, Цвелёв, 1974). Таким образом, функции основных частей цветка автономны, а главной функцией лодикул в цветке *F. arundinacea* является защитная.

Семенная продуктивность, особенности системы размножения и жизнеспособность семян. Семенная продуктивность за период 1988—1990 гг. составила в среднем 67.7 %. Но в 1988 г. ее уровень был достоверно ниже (на 20.3 %) последующих лет (1989—1990 гг.). Анализ метеоусловий по годам за указанный период показал, что в фазу цветения среднесуточная температура воздуха в 1988 г. на 0.2 °С была выше средней многолетней, а в последующие годы превышала ее на 2.4 и 1.0 °С (табл. 1). Однако сумма осадков в 1988 г. в эту фазу превысила среднюю многолетнюю в 1.9 раза, а в 1989 и 1990 гг. была ниже средней величины в 2.2 и в 5.1 раза. В фазу формирования—созревания зерновок среднесуточная температура воздуха достоверно не отличалась от температуры в фазу цветения, но была ниже средней величины для этой фазы на 1.4, 0.7 и 1.3 °С в зависимости от года. Сумма осадков в фазу плодоношения превысила среднюю многолетнюю в 1.9 в 1988 г., в 1989 в 1.4, а в 1990 г. была ниже средней величины в 3.1 раза. Таким образом, температура воздуха по годам в целом была стабильна, но сумма осадков достоверно различалась. Но, несмотря на это, как видно из табл. 2, число семязачатков варьировало по годам в пределах нормы и достоверно не различалось. В соцветии в среднем формировалось 316.2 (±17.4) семязачатков. В то же время число формирующихся зерновок достоверно различалось и варьировало от нормального уровня в 1990 г. до большого в 1988 г. (табл. 2). Наибольшее число бесплодных цветков в соцветии отмечено в 1988 г. — 138.3 шт. и по годам оно изменялось в пределах 23.8—47.1 %. Таким образом, признак «число семязачатков» был менее зависим от состояния факторов среды, тогда как «число зерновок» варьировало и определялось метеоусловиями, при этом сумма осадков была ограничивающим фактором среды. Полученные результаты показали также, что у растений разных лет жизни наибольший межвозрастной диапазон по семенной продуктивности отмечен в 1988 г. (30.6—76.9 %), превысив межвозрастную амплитуду 1989 г. в 3.9, а в 1990 г. — в 2.7 раза (рис. 3). Но, несмотря на достоверные различия в средней величине общей семенной продуктивности по годам, растения 2—3-го года жизни по этому показателю достоверно не различались и варьировали в пределах 76.9—

ТАБЛИЦА 1

Характеристика метеоусловий флорального периода *Festuca arundinacea* (г. Новосибирск)

Год	Среднесуточная температура воздуха, +°С в период		Сумма осадков, мм в период	
	цветения	плодоношения	цветения	плодоношения
1988	20.0	18.0	37.5	73.1
1989	22.2	18.7	9.0	54.1
1990	20.8	18.1	3.9	12.9
Средняя величина за 1979—1990 гг.	19.8 ± 0.7	19.4 ± 0.7	19.7 ± 3.1	39.3 ± 7.2

ТАБЛИЦА 2

Число семязачатков, зерновок и коэффициент семенной продуктивности *Festuca arundinacea*

Год	n	Число семязачатков, шт.		Число зерновок, шт.		Коэффициент продуктивности, %
		M ± mv	V, %	M ± mv	V, %	
1988	231	302.0 ± 29.6 168 − 436	32.5	163.7 ± 27.1 68 − 259	50.3	54.2
1989	519	317.0 ± 13.5 178 − 456	39.5	235.5 ± 12.3 76 − 395	46.5	74.3
1990	797	329.5 ± 9.1 189 −470	31.4	245.8 ± 7.2 78 − 414	33.6	74.6

Примечание. Под чертой — минимальные и максимальные значения показателя; n — объем выборки.

82.0 %. Их семенная продуктивность превысила среднюю величину продуктивности растений 4—9-го года жизни на 17.6 %. Анализ данных показал также, что в посевах разных лет число репродуктивных побегов на единицу площади (1 м длины ряда) у растений 2—3-го года жизни составило в среднем 146 (±6.4) побегов, у 4—6-летних — 92 (±4.3), а у 8—9-летних—47 (±2.7). Установлена отрицательная взаимосвязь между семенной продуктивностью и числом репродуктивных побегов (r =–0.978) и с годом жизни растений (r =–0.651). Резкое изменение числа побегов и переход от «плотных популяций» к «разреженным» (Левина, Сытина, 1984) явилось фактором, ограничивающим переопыление, что отмечали и ранее (Пономарев, 1964). Таким образом, высокая семенная продуктивность растений в 1-й и 2-й годы плодоношения в различные по метеоусловиям годы обусловлена: 1) высокой плотностью побегов на единицу площади и, вероятно, тем, что 2) время выпадения осадков в течение суток не совпадает с часами массового раскрывания цветков и пыления.

Полученные результаты показали также, что при уменьшении плотности репродуктивных побегов в одновозрастных популяциях 4—9-го года жизни семенная продуктивность снижается. Однако она варьирует по годам в пределах 30.6—74.2 %, при этом в разреженных популяциях может быть высокой. Результаты изучения способности *F. arundinacea* к самоопылению в 1989 г. показали, что при принудительном самоопылении у растений разных лет жизни сформировались зерновки, но в 9.4 раза меньше, чем при свободном опылении. С наибольшей частотой из 123 изученных растений отмечены самонесовместимые — 54.3 %. Выявились также высокосамофертильные растения, но их частота невелика 0.5 % (табл. 3).

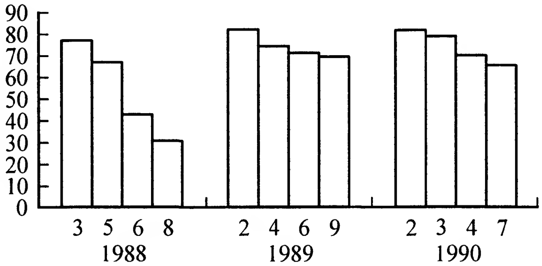


Рис. 3. Семенная продуктивность *Festuca arundinacea* при свободном режиме цветения в 1988—1990 гг.

По оси ординат — семенная продуктивность, %; по оси абсцисс — возраст растений, лет.

ТАБЛИЦА 3

Распределение растений по завязываемости семян при инцухте *Festuca arundinacea*

	Число зерновок в соцветии, шт.			
Классы значений	0—46	47—125	126—156	157—298
Частота	71	33	16	3

Наибольшая самонесовместимость у растений 2-го года жизни (рис. 4, *А*). Средняя величина коэффициента самонесовместимости (η — 20.0) по возрастам растений варьировала в пределах 3.3—58.3. Установлена обратная связь между возрастом растений и их самонесовместимостью (r = –0.785). Соответственно с уменьшением самонесовместимости возрастала способность растений к самофертильности (r = –0.834). Таким образом, наряду со способностью к автофертильности выявилась также ее обусловленность возрастом растений. Самонесовместимость — генетически детерминированный механизм (Haring et al., 1990), контролируемый у многих видов одним, имеющим множество аллелей, геном (Yokoyama, Hetherington, 1982). Ее реализация зависит от условий среды (Foster, Wright, 1970). Степень самонесовместимости у разных генотипов популяций очень различная и варьирует от полностью самонесовместимых до практически полностью самофертильных растений, но частота таких самофертильных растений небольшая и у разных популяций разная (Шумный и др., 1978). Полученные нами результаты ясно отражают эту особенность распределения частот признака в популяции и показывают, что основным и наиболее распространенным способом опыления у *F. arundinacea* является перекрестный тип (рис. 4, *Б*). Способность к самофертильности реализуется тогда, когда перекрестное опыление затруднено или невозможно и является вторичным механизмом поддержания семенного возобновления растений.

Анализ полученных данных о жизнеспособности семян, сформировавшихся при разных режимах цветения, показал, что масса 1000 семян при свободном цветении в 1.2 раза выше, чем при инцухте, и составила в среднем 1.868 и 1.610 г по вариантам. И хотя варьирование массы в пределах интервала нормы, при инцухте ее величина почти в 3 раза выше: V = 24.5 % против 8.4 %. Результаты показали также значительное различие в энергии прорастания семян: очень большое варьирование при инцухте (V = 51.7 %) и нормальное при свободном цветении (V = 6.9 %). Судя по данным, семена при инцухте у растений различного возраста и с различной самонесовместимостью имеют более широкую амплитуду по энергии прорастания. Подтверждается это также и характером прорастания семян. В обоих вариантах

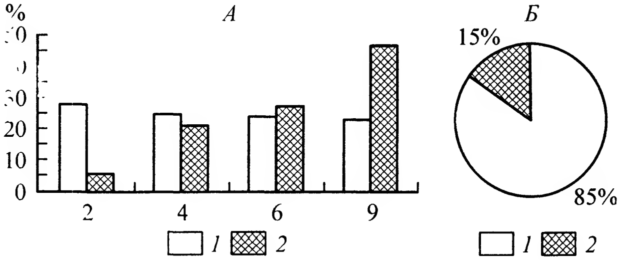


Рис. 4. Соотношение семенной продуктивности при свободном режиме цветения и инцухте у *Festuca arundinacea* в 1989 г.

А — у растений разного возраста; по оси ординат — семенная продуктивность, %; по оси абсцисс — возраст растений, лет. *Б* — средняя величина семенной продуктивности (%). Свободное цветение (*1*), инцухт (*2*).

проростки появляются на 3-и сут. Из семян, сформировавшихся при свободном опылении, проросло в среднем 52.5 % зерновок независимо от возраста растений, тогда как при инцухте проросло только 24 % семян, из которых 23 % это семена растений 6—9-го года жизни и лишь 1 % — семена растений 2-го года жизни. Таким образом, жизнеспособность семян при разных режимах цветения оказалась выше при свободном режиме опыления, а при самоопылении она снижается, что обусловлено также возрастом растений.

Исходя из данных литературы, обычно через сутки после опыления зигота злаков, в частности *Triticum*, приступает к делению, и наступает фаза бластомеризации (Батыгина, Васильева, 2002). Интересно было определить метеоусловия в период «плодоношения цветка» (Левина, 1981), включающего фазы цветения и формирования—созревания семян, более полно отражающие условия жизни цветка. Анализ полученных нами многолетних данных за 1979—1993 гг. показал, что длительность «плодоношения цветка» *F. arundinacea* — в среднем 36.3(±2.6) сут. Диапазон изменчивости по годам — 24—43 дня с варьированием в пределах интервала нормы 15.7 % (±3.2). Среднесуточная температура воздуха за этот период изменялась по годам в интервале 18.2—20.9 °С. В течение 5 лет (1980, 1983, 1984, 1988, 1990 гг.) диапазон варьирования составил 19.0—19.5 °С, а в 1979, 1986—1987 и в 1989 гг. — в пределах 20.3—20.9 °С. Таким образом, плодоношение цветка приурочено к периоду с относительно стабильной температурой воздуха. Сумма же осадков за этот период варьировала в пределах 16.8 (1990 г.) — 110.6 мм (1988 г.) и достоверно различалась по фазам, увеличиваясь в 2 раза при формировании— созревании семян. Масса 1000 семян, составившая более 2 г, отмечена в 1979 г. и в период с 1983—1988 гг., но максимальная или близкая к ней масса в пределах 2.260—2.431 г была в годы с наибольшей суммой осадков или близкими к ней величинами в 1985, 1987—1988 гг. Это показывает, что увеличение осадков во флоральный период не является ограничивающим фактором среды для массы семян. Следует отметить, что по данным за 1988—1990 гг. увеличение суммы осадков в фазу цветения являлось ограничивающим фактором среды для величины семенной продуктивности. А так как семена с большей массой более жизнеспособны, если судить по потомству, то годы с низким уровнем осадков во флоральный период — это годы с высокой семенной продуктивностью, но с меньшей массой 1000 семян и соответственно менее жизнеспособным потомством. По данным E. Bean (1971), у *F. arundinacea*, флоральный период которой протекал при 15, 20 и 25 °С (в условиях фитокамеры), масса 1000 семян при 15° была достоверно выше, чем при 25°, что косвенно подтверждает наши результаты.

Анализ данных о жизнеспособности семян за 1979—1989 гг. сбора, хранившихся 1—11 лет, показал, что масса 1000 семян — наименее вариабельный признак (10.3 ± 2.3) %. Сравнение данных по массе при произрастании растений в различных регионах также подтверждает это положение (табл. 4) — наименьшая масса 1000 семян формируется в климатических условиях лесостепной зоны Западной Сибири и Донбасса. В Западной Сибири масса 1000 семян в среднем почти в 2 раза ниже, чем в Великобритании, и в 1.4 раза ниже, чем в Приморье, что, несомненно, связано с недостаточностью увлажнения и высокой среднесуточной температурой воздуха во флоральный период.

Всхожесть семян при хранении 1—11 лет в среднем составляет 73.0 % (±12.3), а энергия их прорастания — 53.3 % (±14.4). Установлена отрицательная связь между длительностью хранения с всхожестью и массой 1000 семян (r = –0.861, –0.827). В течение 7 лет хранения семян всхожесть была 90—100 %, а в последующие годы она резко снижалась до 10—27 %. Наибольшей всхожестью обладают семена

ТАБЛИЦА 4

Масса 1000 семян *Festuca arundinacea* при произрастании в различных регионах

Регион	Масса 1000 семян, г	Источник
Украина: Донецкий бот. сад	1.8—2.6	Кондратюк, 1985
Россия: Новосибирск, ЦСБС СО РАН	1.8—2.4	Данные автора
Приморский край, Владивосток	2.9—3.0	Пробатова и др., 1982
Великобритания, Уэльс	3.0—3.5	Griffiths et al., 1980

с большей массой (r = 0.939). При увеличении сроков хранения энергия прорастания уменьшалась (r = –0.936). Различия обнаружены по началу прорастания и количеству ежесуточно появляющихся проростков у семян разного срока хранения. Через 3 сут появляются проростки семян, хранившихся 1—5 лет (1985—1989 гг. сбора). 4 сут спустя прорастают семена, хранившиеся 6—7 лет (1983—1984 гг. сбора), и 7 сут — прорастают семена 1979—1981 гг. сбора, хранившиеся 9—11 лет. Наибольшее число проростков (52—92) дают семена, хранившиеся 1—4 года, через 3 сут. У семян, хранившихся 5 лет, начало прорастания также происходит на 3-и сут, но наибольшее число проростков (44—80) появляется на 4-е сут. На 4—7-е сут наибольшее число проростков (28—30) появляется у семян 6—7 лет хранения, и лишь на 11-е сут — у семян, хранившихся 9—11 лет, появляется 4—6 проростков.

Диссеминация. *F. arundinacea* — многолетнее дерновинное травянистое растение с симподиально нарастающими монокарпическими побегами, густой розеткой прикорневых листьев и мощной корневой системой, достигающей 180—200 см в глубину.

Цикл генеративных фаз роста и развития начинается на 2-й год жизни. Фаза диссеминации наступает во II—III декаде июля и заканчивается в I—II или III декаде августа. Продолжительность диссеминации обусловлена факторами среды и особенно суммой осадков. Репродуктивные побеги к началу диссеминации желтеют и засыхают начиная с главной оси соцветия. При диссеминации метелка сохраняет раскидистую форму, как и в фазу цветения и плодоношения. Плод *F. arundinacea* — зерновка, формирующаяся и созревающая в полости сомкнутых цветковых чешуй, срастающаяся с ними, особенно с верхней, прилегающей к ее вентральной стороне, образуя «псевдоперикарпий» (Николаевская, Петрова, 1989). Созревшая зерновка с затвердевшим эндоспермом имеет обратно-яйцевидно-овальную форму и занимает около ¾ полости цветковых чешуй. Верхняя цветковая чешуя при цветении выпуклая, а при плодах вогнутая. Плоды варьируют в пределах 4.0—8.0 мм в дл. и 0.8—1.5 мм в шир. Опадение плодов происходит вследствие ослабления сочленений междоузлий оси колоска под нижними цветковыми чешуями из-за пересыхания. Каллус плода слабовыпуклый, по краю закругленный и голый. У основания плода сохраняется прилегающий к нему метамер оси колоска 0.2—1.0 мм дл. Единицей диссеминации является антеций, но чаще во влажные годы отмечается совместный опад 2, редко 3 плодов (обычно терминальных) с разрушающимся впоследствии сочленением оси. Массовое опадение плодов происходит при раскачивании побегов порывами ветра 7—9 м/с, особенно в сухие дни, а также в силу собственной тяжести налившихся зерновок. И хотя плоды не имеют приспособлений для переноса их ветром или другими агентами, их рассеиванию способствует не занятая зерновкой межчешуйная воздушная полость, увеличивающая их парусность при ветре. Опавшие плоды лежат сначала на поверхности почвы. Затем дождь и ветер закрепляют их на неровностях и заносят или замывают в щели.

Согласно классификации типов органического покоя семян (Николаева и др., 1985), *F. arundinacea* относится к растениям с неглубоким физиологическим покоем. При слабом механизме торможения семена из самосева начинают массово прорастать, как и семена с заделкой в почву (на глубину 1.0—1.5 см) через 10 сут, особенно в годы с обильными осадками. Во II—III декаде сентября вокруг материнских особей в условиях высокой конкуренции (из-за большой плотности на единицу площади) у проростков развивается 2—3 листа. При росте 4-го начинает формироваться зона кущения растений. Создаются предпосылки для формирования сообществ, обеспечивающихся семенами автономно, чему способствует автохорный тип диссеминации с дальностью рассеивания плодов 70—180 см (не более высоты репродуктивных побегов).

Выводы

Уровень семенной продуктивности при свободном режиме цветения обусловлен возрастом растений и особенностями сочетания метеофакторов в фазу цветения. В условиях, когда цветение протекает при обильных осадках и при меньшем числе репродуктивных побегов на единицу площади, семенная продуктивность достоверно снижается. В системе семенного размножения амфимиктичность изученного вида близка к облигатной. Автофертильность факультативна и реализуется как вторичный механизм в семенном воспроизводстве. Семена *F. arundinacea* имеют неглубокий физиологический покой (формула покоя — B_1) и сохраняют всхожесть 90—100 % при сухом хранении в течение 7 лет. Флоральный период роста и развития *F. arundinacea* длится 36 сут и реализуется при среднесуточной температуре воздуха 18.2—20.9 °С и сумме осадков 16.8—110.6 м. Повышение среднесуточной температуры и уменьшение суммы осадков являются ограничивающими факторами для формирования семян с высокой жизнеспособностью. Расширению ареала вида способствуют генеративная пластичность, высокая плодовитость, автохорный тип диссеминации и длительное сохранение жизнеспособности его семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г. Смена функций как фактор, обусловливающий смену структуры зерна пшеницы // Докл. АН СССР. 1950. Т. 75. № 4. С. 575—578.

Александров В. Г., Александрова О. В. О некоторых особенностях структуры колосковых и цветковых чешуй пшеницы // Докл. АН СССР. 1940. Т. 25. № 5. С. 493—500.

Алексеев Е. Б. Овсяницы Кавказа. М., 1980. 164 с.

Бадритдинов Р. А. Сезонный ритм развития *Festuca arundinacea* Schreb., выращиваемой в Новосибирске (1979—1993 гг.) // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 4. С. 60—68.

Банникова В. А. О раскрывании цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 735—739.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Размножение растений: Учебник. СПб., 2002. 232 с.

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 153 с.

Добротворская А. В. Об аномалиях у лодикул в цветке представителей семейства *Gramineae* // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 36—46.

Джунипер Б., Джеффри Л. Морфология поверхности растений. М., 1986. 160 с.

Доронькина Н. В. Структурные особенности агрофитоценозов с *Festuca arundinacea* Schreb. на вскрышных породных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины // Раст. ресурсы. 1999. Т. 35. Вып. 4. С. 1—12.

Доронькина Н. В. Жизненное состояние агропопуляций *Festuca arundinacea* Schreb. на вскрышных породных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 2. С. 65—74.

Дьяконова А. А. Почвы территории Центрального сибирского ботанического сада (сообщение II) // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 141—164.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Кириллов Ю. И. Овсяница тростниковая (*Festuca arundinacea* Schreb.) // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1974. Т. 52. Вып. 2. С. 146—167.

Климат Новосибирска. Л., 1979. 224 с.

Кондратюк Е. Н. Теоретические основы и практическое использование интродукции растений в улучшении кормовой базы животноводства // Природные растительные кормовые ресурсы Донбасса. Киев, 1985. С. 83—157.

Левина Р. Е. К методике изучения распространения семян и плодов (диссеминация) // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 143—159.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М., 1981. 96 с.

Левина Р. Е., Сытина Л. С. Семенная продуктивность *Bromopsis inermis* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 55—61.

Левитский Г. А., Кузьмина Н. Е. Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подр. *Eu-Festuca*) // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1927. Т. 17. Вып. 3. С. 3—36.

Международные правила определения качества семян / Под ред. И. Г. Леурды. М., 1969. 182 с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. ГБС АН СССР. 1979. Вып. 113. С. 3—8.

Методические указания по семеноведению интродуцентов / Под ред. Н. В. Цицина. М., 1980. 64 с.

Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях / Под ред. Г. Э. Шульц. М.; Л., 1966. 103 с.

Нагибин А. Е. Изучение коллекции многолетних злаковых трав в Новосибирской области // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1979. Т. 65. Вып. 2. С. 112—117.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.

Николаевская Т. С., Петрова Л. Р. Структура перикарпия зерновки и цветковых чешуй злаков. Л., 1989. 87 с.

Петрова Л. Р., Цвелёв Н. Н. Об эволюции соцветия злаков *Poaceae*, природе и функциях лодикул // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1713—1720.

Пленник Р. Я., Рябой Ю. С., Кузнецова Г. В., Мерзликин В. С. Многолетние кормовые травы-интродуценты природной флоры в освоении нарушенных земель // Сенокосы и пастбища Сибири. Новосибирск, 1989. С. 161—165.

Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости (биологическое значение, генетические основы, практическое использование) / Под ред. Н. В. Турбина. Минск, 1981. 248 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Пономарев А. Н. Цветение и опыление злаков // Учен. записки Пермского ун-та. 1964. Т. 114. С. 115—179.

Пробатова Н. С., Селедец В. П., Вашковец В. И. и др. Основные виды дикорастущих кормовых злаков // Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока. М., 1982. С. 11—186.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М., 1960. Т. 2. С. 78—95.

Синская Е. Н. Дикорастущие кормовые растения территории Майкопской опытной станции и ее окрестностей // Науч. тр. Майкопск. опытн. станции. Майкоп, 1964. Вып. 3. С. 61—71.

Соснин Б. П. Овсяница тростниковидная — новая ценная кормовая культура для Томской области // Сибирский вестн. сельскохоз. науки. 1982. № 5. С. 56—59.

Тихомиров В. Н. Актуальные задачи изучения адвентивных и синантропных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 3—6.

Фегри К., Л. ван дер Пэйл. Основы экологии опыления. М., 1982. 379 с.

Флора Сибири: *Poaceae* (*Gramineae*). Новосибирск, 1990. Т. 2. 361 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 789 с.

Чижиков В. В. Интродукция газонных трав на Сахалине // Тез. докл. научно-практич. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов». Южно-Сахалинск, 1981. С. 58—60.

Шумный В. К., Коваленко В. И., Квасова Э. В., Колосова Л. Д. Некоторые генетические и селекционные аспекты системы размножения у растений // Генетика. 1978. Т. 14. № 1. С. 27—37.

Bean E. W. Temperature effects upon inflorescence and seed development in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. N 142. P. 891—897.

Clayton W. D. The spikelet // Reproductive versatility in the grasses. Cambridge, 1990. P. 32—51.

East E. M. Distribution of selfsterility in flowering plants // Proc. Am. Phil. Soc. 1940. Vol. 82. N 4. P. 449—518.

Ellenberg H. Indicator values of vascular plants in Central Europe // Scripta geobot. 1974. N 9. 97 p.

Evans L. T. Reproduction // Crasses and grasslands. London. 1965. P. 126—153.

Foster C. A., Wright C. E. Variation in the expression of selffertility in *Lolium perenne* L. // Euphytica. 1970. Vol. 19. P. 61—70.

Griffiths D. J., Levis J., Bean E. W. Problems of breeding for seed production in grasses // Seed production. London. 1980. P. 37—49.

Haring V., Gray J. E., Bruce A. et al. Self-incompatibility: A self-recognition system in plants // Science. 1990. Vol. 250. N 16. P. 937—941.

Malik C. P., Tripathi R. C. Mode of chromosome pairing in the polyhaploid tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb. 2n = 42) // Zeitschr. Biol. 1970. Bd. 116. N 5. S. 332—339.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 583 S.

Smith D. C. Pollination and seed formation in grasses // J. Agric. Res. 1944. Vol. 68. N 2. P. 79—95.

Soreng R. J., Davis J. I. Phylogenetics and character evolution in the grass family (*Poaceae*): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets // Bot. Rev. 1998. Vol. 64. N 1. P. 1—88.

Troll H. J. Untersuchungen über Selbststerilität und Selbstfertilität bei Gräsern // Zeitschr. Zücht. Reihe A., Pflanzenzüchtung. 1931. Bd. 16. S. 105—136.

Yokoyama Z., Hetherington L. E. The expected number of self-incompatibility alleles in finite plant populations // Heredity. 1982. Vol. 48. N 21. P. 299—303.

SUMMARY

Data on the mechanism of the flower of *Festuca arundinacea*, on the form and structure of its parts are given. Eight stages of flower development are indicated, reflecting the arrangement of fertile and sterile parts and duration of stages. Dynamics of seed productivity year by year and its dependence on the plant age and meteorological factors are shown. The data on the system of seed propagation, length of floral period, dissemination, viability and longevity of seeds are presented.

УДК 581.55 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов

ВЛИЯНИЕ ДРЕВЕСНОГО ПОЛОГА НА ВИДЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЕЛЬНИКЕ ЧЕРНИЧНО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ

V. Kh. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV. THE INFLUENCE OF TREE LAYER ON PLANT SOIL COVER SPECIES IN BILBERRY-MOSS SPRUCE FOREST

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812)328-14-72
E-mail: ipatov@op5241.spb.edu
Поступила 30.09.2004

В статье проводится анализ влияния древостоя на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов через изменение сквозистости, образование разного количества опада в ельнике чернично-зеленомошном на о-ве Коневец в Ладожском оз. Показано, что мхи избегают участков с пониженной сквозистостью и большим количеством опада, который их угнетает. Виды травяно-кустарничкового яруса (в основном корнеподстилочные), наоборот, обильнее развиваются на участках с меньшей сквозистостью и большим количеством опада. Предложен показатель оценки фитогенной напряженности древостоя, учитывающий параметры ближайших деревьев и расстояния до точки воздействия. Показано, что в ельниках чернично-зеленомошных характер напочвенного покрова зависит от древостоя, определяющего фитосреду. Взаимоотношения между растениями нижних ярусов играют здесь меньшую роль.

Ключевые слова: экотоп, биотоп, взаимоотношения растений, ельник чернично-зеленомошный.

Видовой состав и обилие живого напочвенного покрова в лесных сообществах определяются комплексом экотопических и биотопических факторов, таких как климат и микроклимат, древостой, его качественный и количественный состав, характер его распределения, неоднородность микрорельефа и почвенных условий, а также биологическими особенностями и характером роста самих видов. Многие авторы считают, что основными факторами, определяющими состав и структуру моховых и травяных синузий, являются освещенность, состав и мощность лесного опада, водно-воздушный режим, богатство почвы, конкурентные отношения между видами (Банникова, 1967; Карпов, 1969; Ахминова, 1970; Тархова, 1970; Аболинь, 1974; Маслов, 1986; Чмыр, 2001, и др.). Особо подчеркивается, что в хвойных лесах на сильнооподзоленных почвах видовой состав нижних ярусов определяется главным образом в ходе конкуренции между корневыми системами за влагу и питательные вещества (в основном азот), а на более богатых почвах — за лучистую энергию (Лащинский, 1968; Карпов, Старостина, 1969; Веретенников, 1998; Санникова, 2001). Преобладание зеленых мхов в ельниках чернично-зеленомошниках объясняется сильным угнетением трав и кустарничков за счет того, что корни деревьев значительно обедняют и иссушают почву. В условиях достаточного питания травы и кустарнички обильно развиваются и подавляют мхи (Ахминова, 1970).

Основными задачами нашей работы было выявление факторов, влияющих на формирование мозаики напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном, а также попытка вычленить фактор взаимодействия между самими растениями.

Материал и методика

Полевые исследования проводились в ельнике чернично-зеленомошном, расположенном на первой озерной террасе западной части о-ва Коневец (Ладожское оз.). Поверхность этой террасы сложена песчано-валунными отложениями, в связи с этим почвы исследуемого участка сформировались на песках и представляют собой поверхностные подзолы.

В указанном ельнике закладывалась пробная площадь 20 × 20 м, на которой с помощью координатной сетки фиксировалось положение деревьев и подроста, определялись их высота и диаметр ствола, высота прикрепления кроны, вертикальная и горизонтальная проекции кроны. Кроме того, проводились описания напочвенного покрова на площадках 0.1 $м^2$ с указанием проективного покрытия видов, общего количества опада, процентного соотношения опада разных пород, особенностей микрорельефа с оценкой положения площадки на повышении или в понижении, на пне, приствoловом повышении дерева или на выровненном участке вне кроны дерева, отмечаемом нами как фон. Сквозистость (освещенность) оценивалась с помощью сквозистомера по методике В. С. Ипатова и др. (1977). Значение средней сквозистости получалось из усреднения 5 боковых измерений под углом 45° и измерения в зените. Для того чтобы исключить влияние фактора микрорельефа, для анализа были выбраны только фоновые площадки.

Обработка собранных материалов проводилась с помощью корреляционного анализа (подсчитывались значения коэффициентов корреляции Пирсона с достоверностью на уровне значимости 0.05) и дисперсионного анализа (подсчитывались значения квадратов корреляционных отношений с достоверностью на уровне 0.05, по групповым средним строились эмпирические линии регрессии).

Для оценки интенсивности влияния деревьев на виды напочвенного покрова использовался оригинальный показатель напряженности фитогенного поля (F), основанный на зависимости силы влияния дерева от его размеров и расстояния до точки воздействия. Такой подход активно применялся многими исследователями (Bella, 1971; Котов, 1982; Демьянов, Суйтсо, 1984; Wiener, 1984; Маслов, 1990; Stol et al., 1994; Ястребов, 1996; Загидуллина, 1999). Поскольку фитогенное поле деревьев формируется прежде всего за счет трансформации кроной условий среды, например изменения светового режима, количества поступающих осадков, накопления листового опада (Ford, Diggle, 1981; Самойлов, 1983; Ястребов, 1996; Dai, 1996; Ипатов, Кирикова, 2001), то при расчете напряженности фитогенного поля мы посчитали необходимым учитывать морфометрические характеристики крон деревьев. Используемый нами показатель включает следующие параметры дерева: диаметр ствола (d), диаметр кроны (D), высоту дерева (H), высоту прикрепления кроны (h) и расстояние до точки воздействия (L). Расчет значения показателя напряженности фитогенного поля (F) осуществляется следующим образом:

$$F = \Sigma \frac{dD(H-h)}{hL^2}.$$

По этой формуле подсчитывались сила влияния напряженности фитогенного поля на опад, сквозистость и проективное покрытие видов напочвенного покрова.

Характеристика растительности исследуемого участка. Древостой в ельнике представлен главным образом 100-летними елями высотой около 30 м с мощными (до 8 м в диам.), высокопосаженными (в среднем на 8—10 м от земли) кронами. Второе поколение елей представлено 50-летними угнетенными деревьями, достигающими в высоту не более 8 м. Кроны этих елей узкие (1.5—2 м в диам.), сильно асимметричные и высокопосаженные (2—3 м). По краю исследуемого участка произрастают единичные березы и сосны. Подрост представлен елями со средней высотой 1.5 м и с плотностью 3 тыс./га. Подрост распределен по участку группами, которые приурочены к местам вывала старых деревьев.

В напочвенном покрове на фоновых участках преобладают мхи (среднее покрытие 82 %), среди которых доминирует *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt (52 %), менее обильны *Dicranum polysetum* Sw., *D. scoparium* Hedw. (по 10 %) и *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. (7 %). В травяно-кустарничковом ярусе, покрытие которого составляет 38 %, преобладает *Vaccinium myrtillus* L. (12 %), в меньшем обилии встречаются *Avenella flexuosa* (L.) Drej. (9 %), *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L. (8 %), *Linnaea borealis* L. (3 %). Среднее количество опада невелико (27 %), и преобладает в нем хвойный. Средняя сквозистость составляет 21 %.

Результаты и обсуждение

Влияние древостоя на напочвенный покров обусловлено целым рядом факторов: изменением освещенности, образованием разного количества опада, корневой конкуренцией, изменением влажности и температуры воздуха и почвы и т. д. Оценить степень влияния корневой конкуренции представляется крайне сложным, поскольку масса физиологически активных корней не зависит от расстояния до дерева, варьирование же массы этих корней объясняется не размещением деревьев, а неоднородностью почвенных условий (Сеннов, 1984). Поэтому в нашей работе рассматривается влияние на виды напочвенного покрова только сквозистости, опада, а также комплексного показателя — напряженности фитогенного поля древостоя. Обобщенная схема этих связей, полученная на основании данных корреляционного и дисперсионного анализов, приведена на рис. 1.

В первую очередь рассмотрим влияние **сквозистости** древесного полога на виды напочвенного покрова. Обнаружено, что сквозистость положительно влияет на общее проективное покрытие видов и на проективное покрытие мхов, тогда как на количество опада и проективное покрытие трав и кустарничков ее влияние отрицательно (значения квадратов корреляционных отношений приведены в табл. 1, а соответствующие линии регрессии — на рис. 2), т. е. чем больше сквозистость (чем светлее), тем меньше опада, меньше трав и кустарничков и больше мхов. Кроме того, обнаружено достоверное отрицательное влияние увеличения сквозистости на отдельные виды, такие как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea* L., и положительное влияние на *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Avenella flexuosa*.

Полученные закономерности находят свое продолжение в характере влияния следующего важного фактора — **опада**. Поскольку количество опада отрицательно связано со сквозистостью (коэффициент корреляции r = –0.24), то закономерности получились обратные. Так, выявлены положительная связь видов травяно-кустарничкового яруса и сильная отрицательная связь видов мохового яруса с опадом (табл. 1, рис. 3). При этом ломаные линии регрессии травы-кустарнички — опад — опад хвойный идут синхронно, тогда как линия регрессии мхов — им в противофазе. Обнаруженная закономерность подтверждается и линиями регрессии по отдельным видам: они показывают положительные связи с опадом у *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea* и отрицательные — у *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Avenella flexuosa*. Подобные закономерности можно объяснить следующим образом. Негативное влияние опада на мхи связано с их механическим «засыпанием» и угнетением, поэтому мхи занимают более освещенные участки, где меньше количество опада. Кроме того, на открытых местах на напочвенный покров попадает большее количество осадков, что также благоприятно для влаголюбивых мхов. Другими авторами были показаны сходные закономерности: уменьшение проективного покрытия мхов при снижении освещенности и

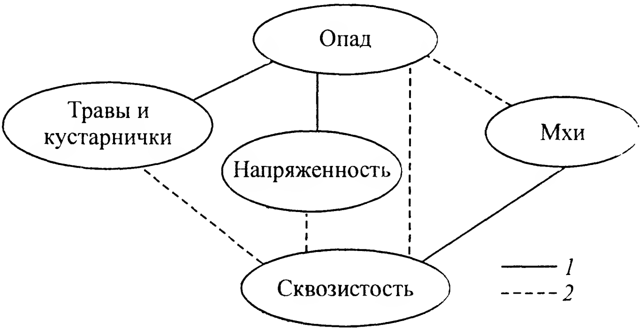


Рис. 1. Схема взаимосвязей сквозистости, опада, напряженности фитогенного поля и проективного покрытия видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов в ельнике чернично-зеленомошном.

1 — положительные связи, *2* — отрицательные связи.

ТАБЛИ

Значения квадратов корреляционных отношений для связей между опадом,

	Травяно-кустарничковый ярус	Моховой ярус	Опад	Опад хвойный	Опад березовый	Сквозистость	*Vaccinium myrtillus*
Общее проективное покрытие			**(—)0.76**	**(—)0.36**	**(—)0.30**	(+)0.14	
Травяно-кустарничковый ярус		**(−)0.17**	**(+)0.14**	**(+)0.17**	**0.14**	**(—)0.31**	
Моховой ярус	**(—)0.17**		**(—)0.89**	**(—)0.50**	**(—)0.49**	**(+)0.17**	(—)0.13
Опад хвойный			**(+)0.68**			(—)0.16	
Опад березовый			**(+)0.36**			**0.36**	
Vaccinium myrtillus		0.08	0.08	(+)0.08	(+)0.10	**(—)0.32**	
Vaccinium vitis-idaea		**(—)0.18**	**(+)0.16**	**(+)0.18**	**0.16**	**(—)0.18**	**(+)0.24**
Avenella flexuosa		**(+)0.12**	**(—)0.13**	**(—)0.11**	**(—)0.13**	**(+)0.18**	(—)0.12
Trientalis europaea		**(—)0.50**	**(+)0.47**	**(+)0.30**	**0.36**	(—)0.07	0.03
Melampyrum pratense		0.03	0.05	0.07	0.07	(—)0.11	0.06
Maianthemum bifolium		0.07	0.07	**(+)0.11**	(—)0.10	0.16	0.06
Oxalis acetosella		**(—)0.17**	**(+)0.17**	**(+)0.21**	**(—)0.19**	**(—)0.22**	(—)0.06
Stellaria holostea		**(—)0.29**	**(+)0.19**	**(+)0.44**	**0.40**	**(—)0.25**	0.08
Pleurozium schreberi	0.09		**(—)0.20**	**(+)0.18**	**(—)0.19**	0.10	0.07
Dicranum polysetum	0.06		(—)0.08	(—)0.07	0.03	**(+)0.17**	0.12
Dicranum scoparium	(—)0.11		(—)0.06	(—)0.10	(+)0.08	0.15	**(—)0.15**
Hylocomium splendens	0.08		0.12	**(—)0.19**	**(+)0.20**	**(+)0.31**	(—)0.05
Rhytidiadelphus triquetrus	0.10		**0.20**	**(—)0.22**	**(+)0.24**	**(+)0.20**	0.11

Примечание. Влияющий фактор или вид расположен в верхней строке, фактор или вид, на который
мости 0.05, выделены жирным шрифтом; знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффи-

увеличении количества опада (Тархова, 1970; Тархова, Ипатов, 1975), а также положительная корреляция между количеством мхов и количеством осадков (Аболинь, 1974). Тяготение травяно-кустарничковых видов к более затененным участкам кажется несколько странным. Возможно, это объясняется тем, что травяно-кустарничковые виды, в большинстве своем корнеподстилочные и терпимые к опаду, занимают относительно более затененные участки с относительно большим количеством опада и более мощной подстилкой. Кроме того, здесь, быть может, скрыто тяготение видов травяно-кустарничкового яруса к приствоповым повышениям деревьев, где количество опада велико (Лебедева, Тиходеева, 2003).

Суммарное влияние древостоя на напочвенный покров оценивалось с помощью такого показателя, как **напряженность фитогенного поля**. Как показал анализ, напряженность фитогенного поля оказывает сильное положительное влияние на количество опада и обилие видов травяно-кустарничкового яруса, а также отрицательное влияние на сквозистость, общее проективное покрытие видов и покрытие мхов (табл. 2, рис. 4). Таким образом, чем выше значение напряженности фитогенного поля (чем сильнее влияние деревьев), тем меньше освещенность и больше опада, тем выше обилие видов травяно-кустарничкового яруса и меньше обилие мхов. Все это подтверждает ранее полученные закономерности о влиянии сквозистости и опада.

Кроме того, обнаружено достоверное положительное влияние напряженности на отдельные виды, такие как *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis* — корнеподстилочные виды, тяготеющие к пристволовым повышениям елей (рис. 4). Это подтверждается и ранее полученными данными о положитель-

ЦА 1

сквозистостью и проективными покрытиями видов в ельнике чернично-зеленомошном

Vaccinium vitis-idaea	*Avenella flexuosa*	*Maianthemum bifolium*	*Oxalis acetosella*	*Stellaria holostea*	*Pleurozium schreberi*	*Dicranum polysetum*	*Dicranum scoparium*	*Hylocomium splendens*	*Rhytidiadelphus triquetrus*
					0.07	0.10	(—)0.12	0.10	0.02
(—)0.10	**(+)0.31**	0.04	**(—)0.26**	**(—)0.20**					
	0.13								
	(—)0.19								
(+)0.11	(—)0.08	0.06	0.05	0.07	0.07	0.07	**(—)0.10**	0.05	0.01
	(—)0.07	0.06	**(+)0.20**	**(+)0.22**	0.08	0.03	0.06	0.10	**(+)0.14**
(—)0.04		0.04	(—)0.06	**(—)0.14**	(+)0.16	0.07	0.15	0.06	0.01
(+)0.09	0.11	0.08	(+)0.08	0.02	0.10	0.02	0.02	0.02	0.01
0.04	**(+)0.21**	0.02	0.10	**0.14**	(+)0.10	**0.18**	0.03	0.03	0.01
0.01	0.04		**(+)0.17**	0.05	0.10	**0.19**	0.08	0.08	0.02
(+)0.04	(—)0.09	**(+)0.13**		**(+)0.27**	0.09	**(—)0.11**	0.06	(—)0.07	0.01
(+)0.18	0.10	0.03	**(+)0.46**		0.09	0.02	0.02	0.02	0.01
0.01	(+)0.06	0.04	0.09	0.06		**(—)0.11**	**(—)0.19**	**(—)0.20**	**(—)0.04**
0.03	**0.13**	**0.09**	(—)0.07	0.02	**(—)0.19**		(—)0.07	0.06	0.01
0.03	0.02	0.03	0.05	0.02	**(—)0.22**	(—)0.04		**0.19**	0.01
0.03	0.07	(—)0.05	(—)0.06	0.01	**(—)0.29**	0.04	0.10		**(+)0.26**
(+)0.19	0.05	0.03	0.05	0.01	(—)0.11	0.03	0.02	**(+)0.58**	

влияют, — в левом столбце; значения квадратов корреляционных отношений, достоверные на уровне значициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

ных связях этих видов с опадом и отрицательных — со сквозистостью. Отрицательные связи напряженности со мхами и *Avenella flexuosa* также согласуются с вышеуказанными положительными связями со сквозистостью и отрицательными — с опадом. По другим видам достоверных связей не обнаружено. Таким образом, напряженность фитогенного поля, вычисленная по данной формуле, является комплексным показателем, отражающим степень воздействия древостоя на напочвенный покров и действующим, в частности, через изменение таких показателей, как сквозистость и опад.

Далее обратимся к вопросу о взаимоотношениях видов нижних ярусов. Трудно вычленить степень воздействия древостоя на характер распределения, число и обилие видов напочвенного покрова и фактор взаимоотношений самих этих видов. Не просто выделить фактор взаимодействия на фоне мозаичного многофакторного фитогенного поля. Даже в пределах выделенного нами «фона» варьирует сквозистость, количество хвойного и березового опада, и разобраться, что повлияло на положительные связи видов — сходство их экологических требований или взаимное благоприятствование — очень сложно. Поскольку сквозистость и опад взаимосвязаны изначально, то положительная связь травяно-кустарничковых видов с опадом может автоматически обусловливать отрицательные связи со мхами и сквозистостью, а также отрицательная связь между мхами и травяно-кустарничковыми видами может быть обусловлена негативным влиянием опада на мхи (табл. 1). Обнаруженные положительные взаимосвязи между *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, *V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella* и *Stellaria holostea* связаны, очевидно, со сходными требованиями к наличию рыхлой подстилки (все они положи-

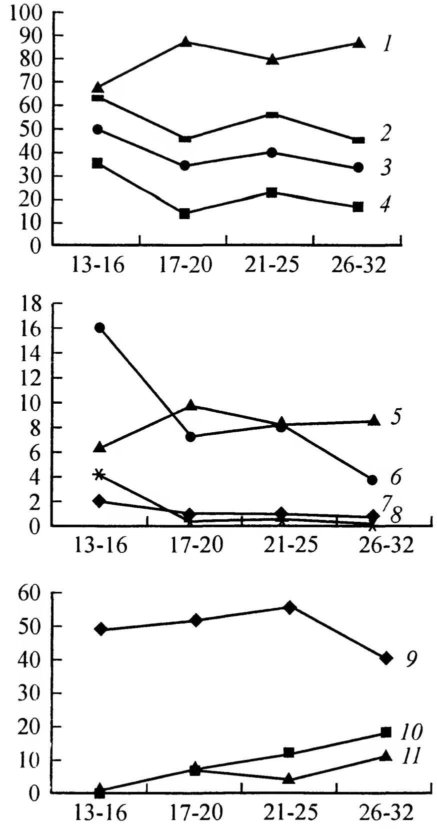


Рис. 2. Влияние сквозистости на опад и проективное покрытие видов в ельнике чернично-зеленомошном.

1 — мхи, *2* — опад хвойный, *3* — травы и кустарнички, *4* — опад, *5* — *Avenella flexuosa*, *6* — *Oxalis acetosella*, *7* — *Vaccinium vitis-idaea*, *8* — *Stellaria holostea*, *9* — *Pleurozium schreberi*, *10* — *Dicranum polysetum*, *11* — *Hylocomium splendens*. По оси абсцисс — сквозистость, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

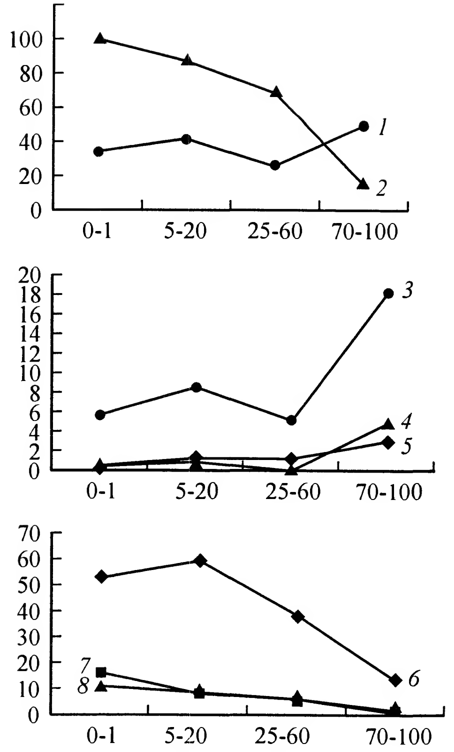


Рис. 3. Влияние опада на проективное покрытие видов в ельнике чернично-зеленомошном.

1 — травы и кустарнички, *2* — мхи, *3* — *Oxalis acetosella*, *4* — *Stellaria holostea*, *5* — *Vaccinium vitis-idaea*, *6* — *Pleurozium schreberi*, *7* — *Dicranum polysetum*. *8* — *Avenella flexuosa*. По оси абсцисс — проективное покрытие опада, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

тельно связаны с опадом и отрицательно — со сквозистостью), а не взаимным благоприятствованием. Если посмотреть на всю пробную площадь, включая другие типы микроместообитаний, а не только фон, то видно, что эти виды в большей степени приурочены к пристволовым повышениям деревьев и пням, т. е. мы опять возвращаемся к различным экологическим требованиям видов и предпочтении ими разных типов микрорельефа. Что касается *Vaccinium myrtillus*, то она индифферентна к большинству видов (кроме положительного влияния на *Vaccinium vitis-idaea*), либо слабо отрицательно влияет на некоторые из них (*Oxalis acetosella*, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*) и при больших покрытиях снижает их обилие (по-видимому, в результате затенения и корневой конкуренции). Хотя и эти наметившиеся ценотические влияния можно объяснить различающимися требованиями к условиям произрастания. Другие положительно влияющие друг на друга виды, такие как *Pleurozium schreberi*, *Avenella flexuosa* и *Melampyrum pratense* L., положительно связаны со сквозистостью и отрицательно с опадом, кроме того, на всей

ТАБЛИЦА 2

Влияние напряженности фитогенного поля деревьев на количество опада, сквозистость и проективное покрытие видов в ельнике чернично-зеленомошном

Показатели и виды	Коэффициент корреляции, r	Квадрат корреляционного отношения, η^2
Общее проективное покрытие	**−0.41**	**0.19**
Травяно-кустарничковый ярус	**0.27**	0.08
Моховой ярус	**−0.49**	**0.31**
Опад общий	**0.47**	**0.29**
хвойный	0.20	0.10
березовый	−0.12	0.05
Vaccinium myrtillus	0.14	0.04
V. vitis-idaea	**0.32**	**0.26**
Linnaea borealis	**0.29**	**0.27**
Avenella flexuosa	**−0.24**	0.07
Trientalis europaea	−0.09	0.01
Melampyrum pratense	0.00	0.01
Luzula pilosa	−0.03	0.02
Maianthemum bifolium	0.09	0.04
Oxalis acetosella	**0.45**	**0.30**
Stellaria holostea	0.07	0.10
Milium effusum	−0.01	0.02
Goodyera repens	−0.10	0.02
Pleurozium schreberi	−0.07	0.10
Dicranum polysetum	−0.20	0.06
D. scoparium	−0.13	0.02
Hylocomium splendens	−0.18	0.08
Aulacomnium palustre	−0.10	0.02
Ptilium crista-castrensis	−0.10	0.02
Rhodobryum roseum	−0.01	0.02
Сквозистость боковая	**−0.40**	**0.19**
в зените	−0.09	0.06
средняя	**−0.37**	**0.16**

Примечание. Связи, достоверные на уровне значимости 0.05, выделены жирным шрифтом.

площадке они наиболее обильны на открытых фоновых участках, т. е. это светолюбивые виды, тяготеющие к просветам в древостое, на что ранее указывали и другие авторы (Ниценко, 1960; Аболинь, 1974; Тархова, Ипатов, 1975). Таким образом, положительные связи между видами скорее всего вызваны их сходными требованиями к условиям произрастания (освещенности, опаду, типу микрорельефа). Обнаруженные отрицательные влияния разных видов мхов друг на друга (речь идет о таких видах, как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*) можно объяснить взаимоисключением, их характером роста латками, но частично и разными требованиями к среде: так, *Hylocomium splendens* тяготеет к березовому опаду, а *Pleurozium schreberi* — к хвойному. Иногда можно обнаружить некоторые следы ценотических воздействий. Если виды имеют сходные потребности, но влияют друг на друга отрицательно, то можно говорить об угнетении одного вида другим (если, конечно, не вмешался какой-либо другой фактор). Так, *Vaccinium myrtillus*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedv.) Warnst. положительно связаны с березовым опадом. Очевидно, обнаруженное отрицательное влияние *Vaccinium myrtillus* на *Dicranum scoparium* и *Hylocomium splendens* свидетельствует об угнетении черникой

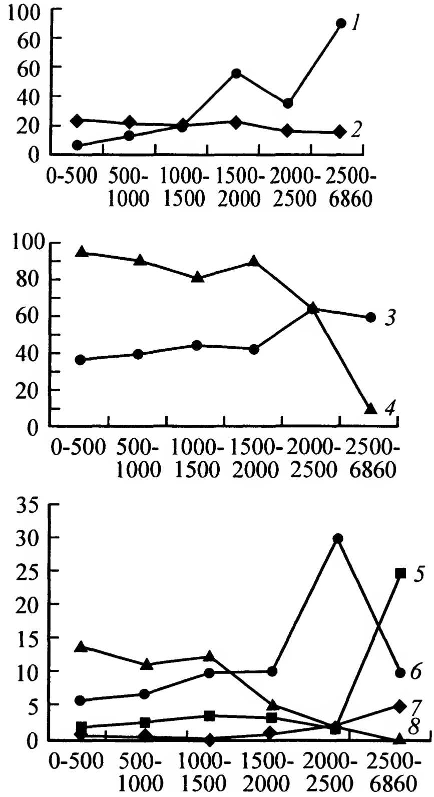


Рис. 4. Влияние напряженности фитогенного поля на опад, сквозистость и проективное покрытие видов в ельнике чернично-зеленомошном.

1 — опад, *2* — сквозистость, *3* — мхи, *4* — травы и кустарнички, *5* — *Linnaea borealis*, *6* — *Oxalis acetosella*, *7* — *Vaccinium vitis-idaea*, *8* — *Avenella flexuosa*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, количество опада и сквозистость, %.

этих видов мхов (табл. 1). *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus* показывают тесную положительную связь, которая скорее всего вызвана не взаимоблагоприятствованием, а сходной требовательностью к богатству почвы, обусловленному наличием березового опада.

Еще одним важным фактором в распределении видов напочвенного покрова является мозаичность почвенных условий. Так, нами были описаны площадки, на которых в достаточно высоком обилии встречались многие виды, такие как *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, т. е. в благоприятных локальных условиях виды успешно развиваются, несмотря на взаимную конкуренцию. Изучение этого вопроса требует дополнительных исследований.

Кроме того, если при анализе связей обилия видов напочвенного покрова с показателями изменения древостоем среды (сквозистости, количества опада, напряженности фитогенного поля) наблюдается высокий процент достоверности (55 %), то при анализе попарного влияния видов друг на друга достоверные связи составляют лишь 22 %.

Все это говорит о важности влияния экологических условий, формируемых древостоем (сквозистости, опада, а также образования различных типов микрорельефа, таких как пни, повышения, пристволовые повышения деревьев и т. п.), на состав и обилие видов напочвенного покрова.

Заключение

Таким образом, в исследованном ельнике чернично-зеленомошном со слабо развитым травяно-кустарничковым ярусом и развитым моховым на бедных подзолистых почвах с сильным эдификаторным влиянием елей основным фактором, влияющим на распределение и обилие видов напочвенного покрова, является древесный ярус, который формирует фитосреду через изменение освещенности (сквозистости), образование разного количества опада (хвойного или лиственного) и создание в процессе своего существования различных типов микрорельефа (повышений, понижений, пней и т. п.). Взаимоотношения между видами напочвенного покрова играют здесь второстепенную роль. В таких условиях виды напочвенного покрова сосуществуют друг с другом, распределяясь по созданной древостоем мозаике фитогенного поля в соответствии со своими эколого-ценотическими предпочтениями, слабо взаимодействуя друг с другом. Можно предположить, что на более богатых почвах, когда виды травяно-кустарничкового яруса могут иметь высокое обилие, достигая уровня эдификатора в своем ярусе, ценотические отношения между ними будут играть значительно большую роль.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49262) и программы «Университеты России» (проект № 347).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболинь А. А. Изменения структуры мохового покрова в зависимости от распределения осадков под пологом леса // Экология. 1974. № 3. С. 51—56.

Ахминова М. П. Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зеленых мхов в еловых лесах тежной зоны // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. М., 1970. С. 32—42.

Банникова И. А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М., 1967. 103 с.

Веретенников С. С. Проблемы исследования флюктуационных механизмов стабильности лесных фитоценозов // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: тезисы докладов, II(X) съезд РБО. СПб., 1998. Т. 1. С. 232.

Демьянов В. А., Суйтсо А. О. Количественная оценка влияния *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова в Путоране (север Средне-Сибирского плоскогорья) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 222—229.

Загидуллина А. Т. Ценотическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоев лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 106—118.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (*Pinaceae*) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94—103.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 336 с.

Карпов В. Г., Старостина К. Ф. Новые экспериментальные данные о механизмах регуляции видового состава и строения нижних ярусов биогеоценозов темнохвойной тайги // Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. Л., 1969. С. 146—198.

Котов С. Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. 235—240.

Лащинский Н. Н. Влияние конкуренции корней древостоя на строение травяно-кустарничкового и мохового покрова в темнохвойных лесах Нижнего Приангарья // Проблемы ботаники. X. Вопросы экспериментального изучения растительного покрова. Л., 1968. С. 154—161.

Лебедева В. X., Тиходеева М. Ю. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного // Вестн. СПбГУ. 2003. Сер. 3. Вып. 1. № 3. С. 30—47.

Маслов А. А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1646—1652.

Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1960. Сер. 3. № 9. С. 24—42.

Самойлов Ю. И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022—1034.

Санникова Н. С. Корневая конкуренция древостоя как фактор организации лесного биогеоценоза // 5-й Всероссийский популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция». Казань, 2001. С. 218—220.

Сеннов С. Н. Уход за лесом. Экологические основы. М., 1984. 128 с.

Тархова Т. Н. О влиянии почвенных факторов на развитие мхов // Экология. 1970. № 4. С. 30—40.

Тархова Т. Н., Ипатов В. С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов // Экология. 1975. № 1. С. 58—65.

Чмыр А. Ф. Плавная смена поколений еловых лесов бореальной зоны России. СПб., 2001. 127 с.

Ястребов А. Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3—9.

Bella I. E. A new model of competition for individual tree // Forest Sci. 1971. Vol. 17. N 3. P. 364—372.

Dai X. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden // Forest Ecol. Manag. 1996. Vol. 84. N 4. P. 187—192.

Ford E. D., Diggle P. J. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process // Ann. Bot. 1981. Vol. 48. N 4. P. 481—500.

Stoll P., Weiner J., Schmid B. Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris* / Ecology. 1994. Vol. 75. N 3. P. 660—670.

Wiener J. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals // J. Ecology. 1984. Vol. 72. N 2. P. 183—195.

SUMMARY

The influence of tree layer on dwarf-shrub, herbaceous and moss species in bilberrymoss spruce forest at Konevitsa Island (Ladoga Lake, Russia) was investigated. To estimate the influence, we have developed the complex index F (tension of tree layer-produced phytogenic field), that accounts significant parameters of the nearest trees (tree height, trunk diameter, crown diameter and height of the crown attachment to the trunk), as well as certain position of the site of the influence. Using correlation and dispersion analyses, we have shown that increase of F-index value (i. e. tree layer influence) is accompanied by decrease of illumination, increase of tree waste amount and increase of abundance of dwarf-shrub and herbaceous species comparing to that of mosses. This is probably due to depression of mosses by huge amounts of tree waste and attraction of dwarf-shrub and herbaceous species to near-stem uplands produced by the trees.

We have shown that in bilberry-moss spruce forest, the main factor determining abundance and distribution of the plant soil cover species is the tree layer which affects environment through changes in illumination, production of tree waste and formation of various types of microrelief (small hollows, uplands, stumps, etc.). Interaction between different plant soil cover species is less significant. In this type of forest, dwarf-shrub, herbaceous and moss species coexist distributing within the mosaic of tree layer-produced phytogenic field in accordance to their ecological preferences and quite poorly interacting with each other.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582 : 58 2.998

© О. В. Чернева,[1] Мохамадреза Иохархи,[2] Фарух Гахремани-нейад[3]

НОВЫЙ ВИД РОДА *COUSINIA* (*ASTERACEAE*) ИЗ ИРАНА

O. V. TSCHERNEVA, M. JOHARCHI, F. GHAHREMANI-NEJAD.
A NEW SPECIES OF THE GENUS *COUSINIA* (*ASTERACEAE*) FROM IRAN

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел 234-22-36
[2] Fumh Herbarium, Pajouheshagah-e Olumegiahy
Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran
[3] Department of Biology, Faculty of Science,
University of Tarbiat-Moaallem (Teacher Trair University of Tehran)
49 Dr. Mofatteh Avenue, Tehran 15614, Iran
Поступила 05.11.2004

Описан новый вид *Cousinia amicorum* (секция *Sciadocousinia* Tschern.) из Ирана.
Ключевые слова: *Asteraceae*, *Cousinia*, Иран, новый вид.

Род *Cousinia* Cass — один из интересных родов сем. *Asteraceae* по богатству видов: в роде насчитывается свыше 600 видов (Чернева, 1962а, б; Rechinger, 1972). Интересен род *Cousinia* и по географическому распространению: все многообразие рода сосредоточено исключительно в пределах Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской области Древнесредиземноморского подцарства (по районированию А. Л. Тахтаджяна, 1978). Только пустыни Ирано-Турана и горные системы Тянь-Шаня (Северного и Западного), Памиро-Алая, Гиндукуша, Кавказа, Афганистана, Ирана и восточного Ирака являются ареной жизни этого необычайно богатого формами рода. Чрезвычайное многообразие и полиморфизм видов, ограниченные ареалы и специфичность экологических ниш многих видов весьма затрудняют обзор в целом. В связи с этими особенностями видов рода *Cousinia* новый материал по роду особенно ценен. Этот новый материал любезно собран и прислан нам ботаниками Ирана, с которыми у нас уже давно налажено успешное сотрудничество.

Cousinia amicorum Tschern., Joharchi et Ghahremani-nejad, sp. nov (sect. *Sciadocousinia* Tschern.)

Perennis, verisimiliter monocarpica. Caulis ca. 30—70 cm altus, eburneus, teres, glaber, laevis, nitidulus, laxe foliatus, plerumque a subbasi parce tota longitudine diffuso-dichotomo-ramosus, collo residuis petiolorum incrassato-comoso, parce albo-tomentoso. Folia basalia numerosa, rosulata, petiolata, late lanceolata, 10—12 cm lg. et 5—6 cm lt., coriacea, integra, margine grosse spinoso-dentata, utrinque glabra, nervatura albida, subtus magis, prominente; folia caulina non decurrentia, parce decrescentia, 3—4 cm lg. et 2.5—3 cm lt., ambitu late lanceolata vel oblongo-ovata, sessilia, auriculata semiamplexicaulia, apice in spinam recurvatam exeuntia; suprema parce decrescentia. Inflorescentia generalis amplissima, paucicapitulata, quasi dichasialis, capitulis 10—12 floris, in dichotomiis solitariis, sessiliis vel breviter pedunculatis, ad extremos ramos plerumque solitariis vel rarius 2—3 aggregatis. Involucri late cylindrici vel campanulati, basi rotundati, 15—18 mm lt., 20—35 mm cum spinis lg., cum phyllis 15—18 compositum; involucri phylla indurata, laevissima, margine serrulata, planiuscula, lanceolata, omnia appressa in spinam sursum stricta; exteriora et media 18—25 mm lg., 6(7) mm lt., coriacea, in spinam 3—4 mm lg. excurrentia; intima 20—22 mm lg., 2 mm lt., scariosa, margine densiserrulata, angusto-lanceolata, breviter acuminata. Corollae carneae vel sordide roseae. Receptaculi setae leaves, fumaginosae, inaequilongae; antherarum tubus roseus; apendicibus apicalibus rostriformiter acuminatus. Achaenia (immatura) 3 mm lg., 1.5 mm lt., compressa, obscure rugulosa, apice truncata, obsolete triangulata.

Holotypus: «Iran, Khorasan, NW Neyshabour, Heydari mts. alt. 2000—2200, 8 VII 2003, Joharchi, N 34915» (LE) (Vide figure).

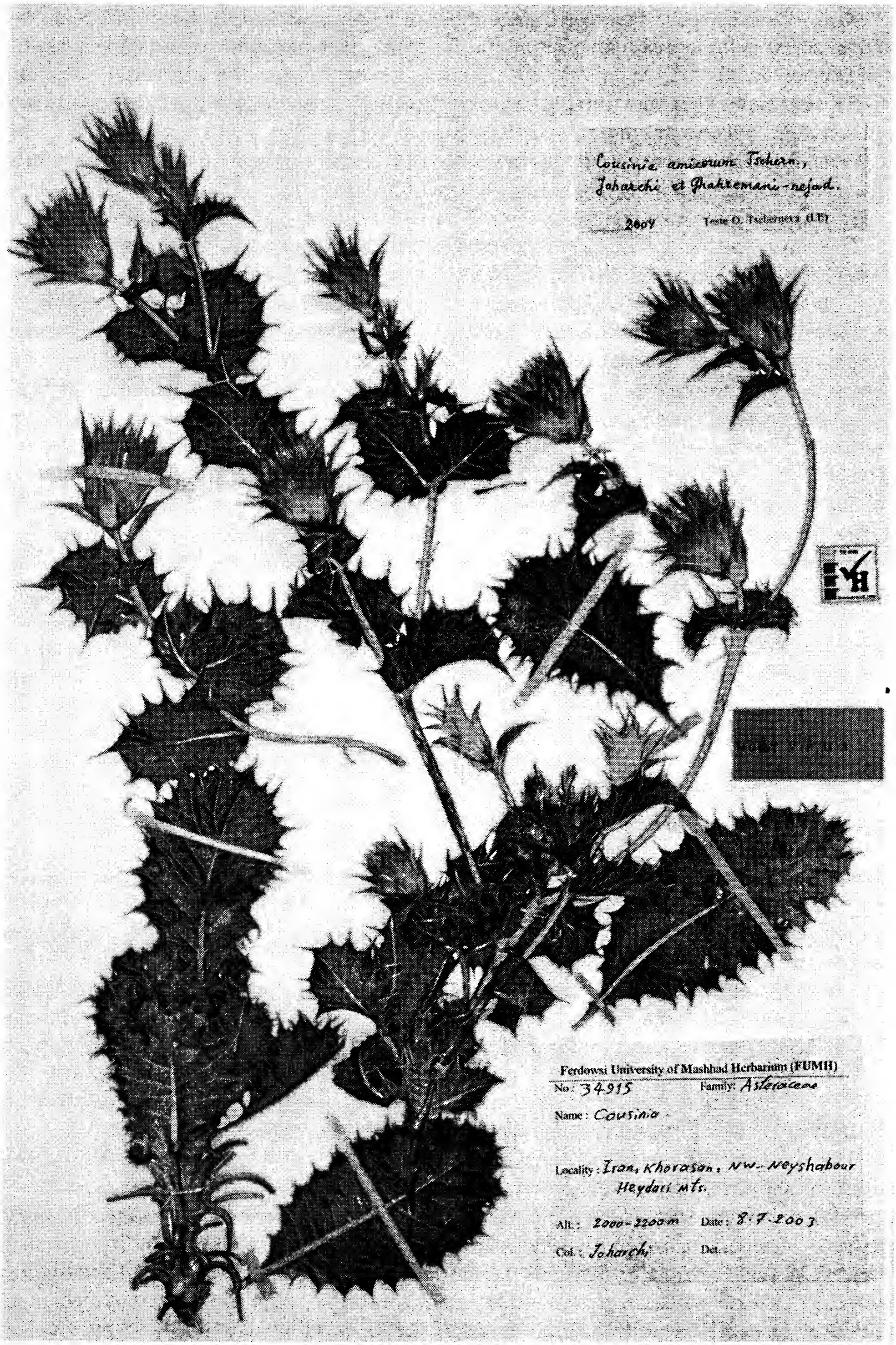
Affinitas. Ad affini species e sectionis *Sciadocousinia* Tschern. plantae nostrates habitu proprio differt: foliis integris, involucris majoris et involucri phyllis planiusculis.

Habitat in declivibus caementis regionis mediae montium prov. Khorasan (Iran). Endemic.

Species nova in signum collaborationis effectivis scientificis inter botanicos rossicos et iranicos in examinatione florae Asiae Austro-Occidentalis denominata est.

Многолетник, возможно, монокарпик. Стебель 30—70 см выс., желтовато-белый, вальковатый, гладкий, голый блестящий, густо облиственный почти от основания, незначительно по всей длине длинно раскидисто-дихотомически ветвистый; корневая шейка утолщенная, одета остатками черешков старых листьев, незначительно беловойлочная. Листья прикорневые многочисленные, собраны в розетку, черешковые, широколанцетные, 10—12 см дл., 5—6 см шир., кожистые, цельные, по краю крупно колючезубчатые, с обеих сторон голые, с белыми жилками, сильно выступающими особенно с нижней стороны листа; листья стеблевые сидячие, не низбегающие, незначительно уменьшенные, 3—5 см дл., 2.5—3 см шир., в очертании широколанцетные или продолговато-яйцевидные, с ушками, полустеблеобъемлющие, на верхушке заостренные в короткую отогнутую колючку; верхние слегка уменьшенные. Общее соцветие раскидистое, с немногочисленными корзинками, образует как бы дихазий, корзинки 10—12-цветковые, в разветвлении ветвей одиночные, сидячие или на коротком цветоносе, на ветвях обычно одиночные или реже собраны по 2—3. Обертки широкоцилиндрические или колокольчатые, у основания округлые, 15—18 мм шир., 20—35 мм дл., с остроконечиями, из 15—18 листочков; листочки обертки жесткие, головатые, плосковатые, по краю пильчатые, ланцетные, все плотно прижатые, заостренные в вверх торчащую колючку; наружные и средние 18—25 мм дл., 6(7) мм шир., кожистые, заостренные в остроконечие 3—5 мм дл.; внутренние 20—22 мм дл., 2 мм шир., пленчатые, по краю густопильчатые, узколанцетные, коротко заостренные. Щетинки цветоложа гладкие, дымчатые, неравной длины. Венчики телесного цвета или грязно-розовые; пыльниковые трубки розовые, верхние придатки пыльников клювовидно заостренные. Семянки (незрелые) 3 мм дл., 1.5 мм шир., плосковатые, неясно морщинистые, на верхушке туповатые, неясно трехгранные (см. рисунок).

Голотип: «Iran, Khorasan, NW Neyshabour, Heydari mts. alt. 2000—2200, 8 VII 2003, Joharchi, N 34915» (LE).



Cousinia amicorum Tschern., Joharchi et Ghahremani-nejad.

2004 Teste O. Tscherneva (LE)

Ferdowsi University of Mashhad Herbarium (FUMH)

No: 34915 Family: Asteraceae

Name: Cousinia

Locality: Iran, Khorasan, NW- Neyshabour Heydari Mts.

Alt.: 2000-2200m Date: 8.7.2003

Col.: Joharchi Det.:

Cousinia amicorum Tschern., Joharchi et Ghahremani-nejad.

Родство: От родственных видов секции *Sciadocousinia* Tschern. наше растение хорошо отличается своеобразным обликом: цельными листьями, более крупной оберткой (20—35 мм дл., 15—18 мм шир.) и плосковатыми листочками обертки.

Распространение. Встречается на щебнистых склонах в среднем поясе гор провинции Хорасан (Иран). Эндемик.

Новый вид назван в знак плодотворного научного сотрудничества российских и иранских ботаников в исследовании флоры Юго-Западной Азии.

Cousinia amicorum является представителем секции *Sciadocousinia* Tschern. рода *Cousinia* (Чернева, 1962а, б; 1988), виды которой распространены в районе Бадхыза — Паропамиза, расположенном на стыке двух «кузиниевых флор»: западной и восточной половины ареала рода (Чернева, 1974). Распространение видов этой секции наглядно отражает переходный характер этой территории, которая, по Е. П. Коровину (1962) и Р. В. Камелину (1973), часто признается за особый переходный округ Южно-Туркестанской или Горносреднеазиатской провинции. В секции 5 видов: *C. eryngioides* Boiss., *C. fraternella* Bornm., *C. pycnocephala* Rech. f., *C. margiana* Juz. и *C. amicorum*. 2 вида секции *Sciadocousinia* обитают в Хорасан- Котетдаге, 1 — в Южном Гиндукуше, 1 — в Паропамизе и 1 — в Бадхызе.

Новый вид резко выделяется своим обликом от видов секции *Sciadocousinia*, в первую очередь, цельными листьями и более крупными корзинками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. 2. Ташкент, 1962. 547 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Чернева О. В. Род *Cousinia* Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1962а. Т. 27. С. 108—357.

Чернева О. В. Опыт системы рода *Cousinia* Cass. флоры СССР // Бот. матер. Ташкент, 1962б. Вып. 17. С. 77—108.

Чернева О. В. Краткий анализ географического распространения видов рода *Cousinia* Cass. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 183—191.

Чернева О. В. Конспект системы рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 6. С. 870—876.

Rechinger K. H. Compositae — Cynareae. 1: *Cousinia* // Flora Iranica. Graz—Austria, 1972. N 90. 514 p.

SUMMARY

A new species *Cousinia amicorum* (section *Sciadocousinia* Tschern.) is described from Iran.

УДК 582.736 (470.5)

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© М. С. Князев

ЗАМЕТКИ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ХОРОЛОГИИ ВИДОВ *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ. V. СЕКЦИЯ *OROBIA*

M. S. KNJASEV. SYSTEMATIC AND CHOROLOGIC NOTES ON THE SPECIES OF *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) IN THE URALS. V. SECTION *OROBIA*

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила 16.04.2004
Окончательный вариант получен 17.05.2004

С северо-востока Европейской России описан *Oxytropis wologdensis* sp. nov., наиболее близкий к *O. strobilacea* Bunge. Ранг ранее описанных (Князев, 1999) южноуральских остролодочников *O. demidovii* и *O. baschkiriensis* subsp. *skvortsovii* понижается до подвида и разновидности соответственно. *O. uralensis* (L.) DC. типифицируется образцом из линневского гербария (LINN), с которым отождествлен *O. songorica* (Pall.) DC. Последнее название рассматривается как поздний синоним.

Ключевые слова: *Oxytropis*, новый вид, новые комбинации, Вологодская и Челябинская области, Алтай.

С момента написания сообщений по видам *Oxytropis* секции *Orobia* проведены дальнейшие исследования распространения полиморфизма представителей этой секции (Князев, 1999; 2001а—в) на Урале и в сопредельных районах Восточно-Европейской равнины. Полученные результаты позволили выявить новый вид и изменить ранг таксонов, выделенных нами ранее; были также получены новые данные по географическому распространению на Урале некоторых видов этой секции. В данном сообщении отражены все изменения, внесенные нами в систематику и хорологию видов секции *Orobia*.

Oxytropis demidovii Knjasev

Описанный в сообщении I (Князев, 1999) южноуральский эндемик наиболее сходен с *O. kungurensis* Knjasev, встречающимся на юге Среднего Урала. На массовом материале эти два остролодочника отличаются вполне хорошо, но отдельные экземпляры часто не могут быть надежно определены. Поэтому полагаем, что следует понизить ранг *O. demidovii* до подвида *O. kungurensis*. Приводим новую комбинацию. **Oxytropis kungurensis subsp. demidovii (Knjasev) Knjasev comb. nov.** — *O. demidovii* Knjasev, 1999, Бот. журн. 84, 9 : 118, рис. 1, *2*.

O. baschkiriensis subsp. *skvortsovii* Knjasev

Описанный в сообщении II (Князев, 2001а) подвид отличается от типовой формы преимущественно более бледной окраской цветков. Следует отметить, что *O. baschkiriensis* чрезвычайно полиморфен. Например, на горном массиве Устубиик, откуда был описан рассматриваемый подвид, отмечается значительная изменчивость по длине прицветников, характеру опушения осевых органов, высоте растений. На этом фоне более бледная окраска цветков (также несколько изменяющаяся в пределах местонахождения) является таксономически малозначимой. Поэтому считаем, что следует понизить ранг этого подвида до разновидности.

Oxytropis baschkiriensis var. skvortsovii (Knjasev) Knjasev comb. nov. — *O. baschkiriensis* subsp. *skvortsovii* Knjasev, 2001a, Бот. журн. 86, 1 : 130, рис. 1, *2*.

О типе *Oxytropis uralensis* (L.) DC.

Понимание *O. uralensis* (L.) DC. во многом имеет ключевое значение в систематике родственных остролодочников, например, для установления, какие виды следует относить к ряду *Uralenses* Vass. s. str. Как было отмечено ранее (Князев, 1999), протолог *O. uralensis* (Linnaeus, 1753) не соответствует сформировавшемуся позднее в отечественной и зарубежной литературе представлению об этом остролодочнике как густо оттопыренно опушенном растении. Описание в «Species plantarum» (Linnaeus, 1753) (p. 761, n° 27 — *Astragalus uralensis*) очень краткое — можно лишь предположить, что это какой-то вид секции *Oribia*, однако в протологе дается ссылка на предварительное, значительно более развернутое описание в «Hortus Upsaliensis» (Linnaeus, 1748). В этом описании содержится ряд важных признаков, позволяющих существенно сократить круг видов, соответствующих протологу: «Astragalus acaulis... leguminibus subulatis inflatis villosus eretis... scapis asperiusculis, foliis... pilis parvis adspersis. Spica brevis, oblongiuscula. Bracteae lanceolatus calyce breviores. Calyce ...dentibus qunque brevibus. Corolla purpurea violaceo-caerulea». Таким образом, согласно Линнею (Linnaeus, 1748, 1753), это скудно прижато-опушенное растение с пурпурными (позднее?) сине-фиолетовыми цветками в коротко-колосовидном соцветии, с прицветниками короче чашечки, зубцами, равными 1/5 трубки чашечки, и острыми, вздутыми мохнато опушенными бобами. По нашему мнению, из остролодочников уральской флоры более всего описанию соответствует *O. baschkiriensis* Knjasev, в меньшей степени — *O. tatarica* Knjasev., а из сибирских и казахстанских — *O. ammophila* Turcz., *O. argentata* (Pall.) Pers. s. l., *O. songorica* (Pall.) DC. и, возможно, скудно опушенная форма *O. adamsiana* subsp. *janensis* Jurtz.

Типом *Oxytropis uralensis* (L.) DC. по нашему мнению, следует считать образец *Astragalus uralensis* L., хранящийся в Лондоне (LINN) Herb. Linn. N 926.46 (нумерация соответствует каталогу S. Savage (1945)). Образец смонтирован на левой стороне двойного листа, собран на стадии цветения, неполный (имеется только цветонос и два прикорневых листа). Под образцом рукой Линнея написано «27 uralensis», на правой половине листа вверху имеется примечание «Astragalus caulo nudo, fl. purpureis.», при основании цветоноса поставлен символ Є. Важно, что номер «27» перед названием соответствует номеру *Astragalus uralensis* в «Species plantarum», а примечание и основные признаки (прицветники короче чашечки, короткие зубцы чашечки, коротко-колосовидная кисть) не противоречат протологу. По мнению Savage (1945), символ Є, с большой вероятностью означает, что материал (в данном случае семена) был передан в 1744 г. через шведского посланника S. Bjelke. К сожалению, мы видели лишь черно-белую фотографию этого образца «Микрофиша № 513», которая не передает характера опушения. Но, если иметь в виду примечание на гербарном листе и текст протолога, то имеющихся данных вполне достаточно для идентификации. Так, *Oxytropis tatarica* может быть исключен из возможных синонимов *O. uralensis* на основании того, что у него заметно более короткие прицветники, значительно более многоцветковые соцветия, чем у типового образца, а также очень коротко прижато-опушенные бобы. Южно-сибирский вид *O. ammophila* не соответствует типу, поскольку имеет узколанцетные прицветники (на микрофише ясно видно, что у типового образца прицветники продолговато-яйцевидные, значительно более широкие), также тупые (а не острые) листочки. *O. argentata* отличается от типа *O. uralensis* более длинными прицветниками, более многоцветковым, продолговато-головчатым соцветием, а также прижатым, но густым шелковистым опушением на стебле и листьях. *O. adamsiana* subsp. *janensis* имеет более длинные ланцетные прицветники, почти равные чашечке, тогда как у типа они более широкие, значительно короче чашечки. *O. baschkiriensis*, несомненно, очень похож, но все же не вполне точно совпадает с типовым образом *O. uralensis*. Соцветие последнего собрано в начале цветения (отсутствуют даже незрелые бобы, а треть цветков в бутонах), но уже весьма рыхлое, с равномерно расставленными цветками. Между тем у *O. baschkiriensis* соцветие до начала плодоношения продолговато-головчатое, с почти зонтиковидно сближенными верхними цветками; прицветники у типа равны примерно 2/3—3/4 длины трубки чашечки, продолговато-яйцевидные, а у *O. baschkiriensis* — 1/2—2/3 длины трубки чашечки, ланцетные. Хорошо отличается также форма листочков — у типа они эллиптические (с наибольшей шириной едва ниже середины), при основании округло-клиновидные, с хорошо заметными черешочками, тогда как у *O. baschkiriensis* листочки продолговато-яйцевидные, при основании округло-усеченные, иногда слегка серцевидные, сидячие (без заметных черешочков). Кроме того, бобы у этого вида с прижатым, довольно скудным опушением (что не соответствует определению «villosus»). Признакам типового образца *O. uralensis* (форма листочков, строение соцветия, длина и форма прицветников, характер опушения) в наибольшей степени соответствует *O. songorica* (особенно растениям с Алтая). Бобы у этого вида оттопыренно и густо опушенные, широкояйцевидные, с коротким, резко отогнутым носиком — это, по нашему мнению, также соответствует тексту протолога, если «leguminibus subulatis inflatis villosus...» в современной терминологии перевести как «бобы с шиловидным носиком, вздутые, мохнато-опушенные...». Таким образом, мы склоняемся к мнению, что *Oxytropis uralensis* (L.) DC. — это приоритетное название для *O. songorica* (Pall.) DC. В пользу отождествления типа *O. uralensis* с *O. songorica* могут быть приведены также некоторые косвенные соображения.

Oxytropis baschkiriensis с наибольшей вероятностью мог быть собран J. G. Heinzelmann, который «ботанизировал» в 1730-х годах в «Оренбургской Татарии». Однако для видов с таким происхождением Линней обычно отмечал распространение «in Tataria». Между тем и в «Hortus Upsaliensis» (Linnaeus, 1748), и в «Species plantarum» (Linnaeus, 1753) распространение для *Astragalus uralensis* указано «in Sibiria». Вне зависимости, имеется ли в виду Сибирь в современном понимании или с включением в нее Урала (как это было принято в XVIII в.), это указание почти однозначно предполагает в качестве коллектора I. G. Gmelin'а. Однако следует отметить, что в своей книге «Flora sibirica» I. G. Gmelin (1747) не приводит описаний оригинальных уральских видов, из чего можно заключить, что его ботанические исследования на Урале носили достаточно беглый характер, ограничиваясь лишь массовыми видами. Наоборот, на юге Западной Сибири он собрал обширный гербарный материал и семена, в том числе в окрестностях Усть-Каменогорска и у Колванского завода (в 1734 г.), где довольно часто встречается *O. songorica*. Название «uralensis», возможно, связано с описанием у I. Ammani (1739) красноцветного бесстебельного «астрагала», с которым Линней предположительно отождествляет свой вид и где текст, касающийся распространения, начинается словами «In Uralensibus montibus, in excelsis Ufae fluminis ripis...».

Oxytropis uralensis (L.) DC.

Typus: Herb. Linn. N 926.46 — *Astragalus uralensis*, 27 € // *Astragalus* caulo nudo, fl. purpureis (LINN).

Вышеизложенные соображения о типификации *O. uralensis* делают очевидным то, что представление о том, какие виды остролодочников следует относить к ser. *Uralenses* Vass. s. str., также требует пересмотра. Название ser. *Uralenses* должно применяться для представителей ser. *Songorici* Vass., причем в его узком объеме (Князев, 2001в) — растения с короткими яйцевидными прицветниками, преимущественно прижатыми, более или менее скудным опушением на цветоносах и заметно вытянутыми (колосовидными, продолговато-головчатыми) соцветиями. Сибирские остролодочники родства *Oxytropis uralensis*, относимые И. Т. Васильченко (Васильченко, Федченко, 1948; Васильченко, 1970) к ряду *Uralensis* Vass. s. l., не соответствуют этим признакам и, по нашему мнению, должны быть выделены в самостоятельный ряд.

Oxytropis uralensis (L.) DC. ser. Strobilacei Knjasev ser. nov. (sect. Orobia Bunge) — *Oxytropis* ser. *Uralenses* Vass., 1948, во Фл. СССР, 13 : 68, descr. ross., p. p. max., quoad pl. sibir. excl. typo; Васильченко, 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6; p. p. max.

Scapi et petioli pilis brevis appresis sericeis, admixtis pilis longioribus subpatentibus vestiti. Racemi capitati; floribus purpureis, violaceo-purpureis. Stipulae nervis valde elevatis percursae. Legumina semibiloculata, disepimento ventrali bene dorsali minus (vel nullo) evoluto.

Typus: *Oxytropis strobilacea* Bunge.

Включаемые виды: *O. ambigua* (Pall.) DC., *O. arctica* R. Br., *O. adamsiana* (Trautv.) Jurtz. s. l., *O. wologdensis* Knjasev, *O. karga* Saposhn., *O. subnutans* (Jurtz.) Jurtz., *O. vassilczenkoi* Jurtz.

Цветоносы и черешки опушены прижатыми короткими шелковистыми волосками с примесью более длинных полуоттопыренных волосков. Кисти головчатые; цветки пурпурные и пурпурно-фиолетовые. Прилистники с резко выпуклыми жилками. Бобы полудвугнездные, с хорошо развитой брюшной и менее развитой (или отсутствующей) спинной перегородкой.

Тип: *Oxytropis strobilacea* Bunge.

Возможно, к этому ряду правильнее относить *O. ivdelensis* Knjasev, который скорее ближе к *O. subnutans*, чем к *O. kungurensis* Knjasev (ряд *Hallerae* Knjasev).

О северо-европейском *Oxytropis uralensis* auct.

Б. А. Юрцев (1959) и П. Л. Горчаковский (1969) указывают *O. uralensis* (L.) DC. не только для Урала, но также для Южной Сибири и Европейской России (нижнее течение р. Сухоны). Сибирские образцы из LE, определенные как *O. uralensis*, по нашему мнению, могут быть отождествлены с полиморфным *O. strobilacea* Bunge. Что касается местонахождения на р. Сухоне, то, по всей видимости, оба автора имеют в виду образец: «Вологодская губерния, Велико-Устюгский уезд, д. Мысино, глинисто-известняковые осыпи левого берега р. Сухоны ниже деревни, 14 VII 1912, Шенников» (LE). Растения собраны в плодах и имеют довольно плохую сохранность, однако очевидно их сходство с более густо опушенными уральскими и сибирскими остролодочниками, относящимися к рядам *Hallerae* Knjasev или *Strobilacei* Knjasev. В 2002 г. мы имели возможность провести поиски этого остролодочника в нижнем течении р. Сухоны и выявили 2 местонахождения, расположенные на расстоянии 15 км друг от друга. Собранный гербарный материал как цветущих, так и плодоносящих растений позволил сделать вывод о своеобразии остролодочника в нижнем течении р. Сухоны и принадлежности его к новому для науки виду. Хотя эти местонахождения территориально выходят за пределы рассматриваемой нами территории Большого Урала, мы считаем нецелесообразным публикацию отдельной статьи по этому остролодочнику и рассматриваем его совместно с уральскими видами. Ниже приводим описание нового вида.

Oxytropis wologdensis Knjasev sp. nov. (sect. *Orobia* Bunge ser. *Strobilacei* Knjasev). — *O. uralensis* auct. non (L.) DC.: Юрцев, 1959, Бот. мат. (Ленинград). 19 : 233—273, p. min. p., quoad inventiones in Suchona; Горчаковский, 1969, Основн. пробл. историч. фитогеогр. Урала: 237, fig. 149, p. min. p., quoad inventiones in Suchona.

Planta perennis acaulis, 15—30 cm alt. Folia 10—20 cm lg.; foliola oblongo ovata, lanceolata, basi truncato-rotundata vel aliquanto cordata, 11—16-juga, 10—25 mm lg., 3—7 mm lt., pilis sericeis, sat brevis appressis et subappressis, supra modicis subtus densis tecta. Petioli sesqui-quadriplo lamina breviores; petioli et foliorum axes pilis densis, subappresis, admixtis (imprimis vel modo in petiolis) longioribus subpatentibus vestiti. Stipulae 10—20 mm lg., 3—5 mm lt., in parte liberero nervis 1—2 ramosis elevatis percursae, extus sat dense appresse albo pilosae. Scapi 1—6 erecti vel ascendentes, foliis aequilongi, post anthesis eis sesqui longiores, pilis sat longis patentibus et subpatentibus albis, admixtis brevioribus appressis albis et nigris vestiti. Inflorescentia 10—25 flora, capitata dein interrupte spicata, floribus sub angulo 45—70° reclinatis. Bracteae (inferiores) 9—13 mm lg., 1—2.5 mm lt., l-nervis paulo ramosis. Pedicelli 1—2 (fructificatione 2.5—4) mm lg. Calyx campanulato-tubulatus, 8—9 mm lg., pilis appressis (albis et nigris) et patulis (albis) vestitus, dentibus 1.5—2 mm lg. Corolla post explicatio rubro-violacea, dein rosea et caerulescenta. Vexillum 16—20 mm lg., lamina 12—15 mm lg, 6—11 mm lt. elliptica vel late elliptica, in unguem sat abdrupte attenuata, apice integra vel vix emarginata. Alae 13—16 mm lg., 4—6 mm lt., lamina 7—9 mm lg., oblique-obovata, margine superiore retusa. Carina 12—14 mm lg, 2—3 mm lt., mucrone triangulato 1—1.5 mm lg. Legumina, 17—22 mm lg., 6—7 mm lt., rostro brevi aliquanto reflexo, pilis laxe appressa albis et nigris obtecta, dissepimento dorsali nullo vel ad 1 mm lt., ventrali 1—1.5 mm lt., tracti placentarii in numero 10—14 ab utroque latere. Fl. V—VI. Fig. 1. *1*.

Typus: Provincia Wologda, distr. Welikij Ustjug, ad ripam sinistram fl. Suchona, in abruptis inter pag. Priluky et Kalikino (crica 30 km adverso ab urbe Welikij Ustjug, secundo ostium fl. Nizhnjaja Jerga), 22 VI 2002, M. Knjasev (holo-LE, iso-SVER).

Affinitas. Ab *O. ponomarjevii* Knjasev foliolis basi truncato-rotundatis vel subcordatis (nec cuneorotundatis) supra pilis brevioribus sericeis subappressis parallelis nervo medio tectis (nec pilis longis opacis subpatentis frequenter aliquanto intricatis vestitis), stipulis nervis plus elevatis, leguminum dissepimento ventrali angustiore (1—1.5 nec, 1.5—3 mm lt.), pedicellis longioribus (fructificatione 2.5—4 nec 1—2 mm lg.), floret antea (V— VI non VI—VII) differt. Ab *O. ambigua* (Pall.) DC. et *O. strobilacea* Bunge floribus pallidioribus rubro-violaceis, in sicco caerulescentibus (nec purpureo-violaceis, exsiccatis caeruleis) et pedicellis longioribus distat. Praeterea ab *O. ambigua* vexillo apice vix emarginato vel rotundato (nec plus minusve profunde emarginato), leguminum dissepimento dorsali ad normam affui (nec semper nullo), ab *O. strobilacea* vexillo (Fig. 1, *2*) ungue angustiore abrupte angustato (nec ungue sat late sensim angustato), racemis laxioribus, leguminum dissepimento dorsali minus evoluto, aliquando subnullo differt.

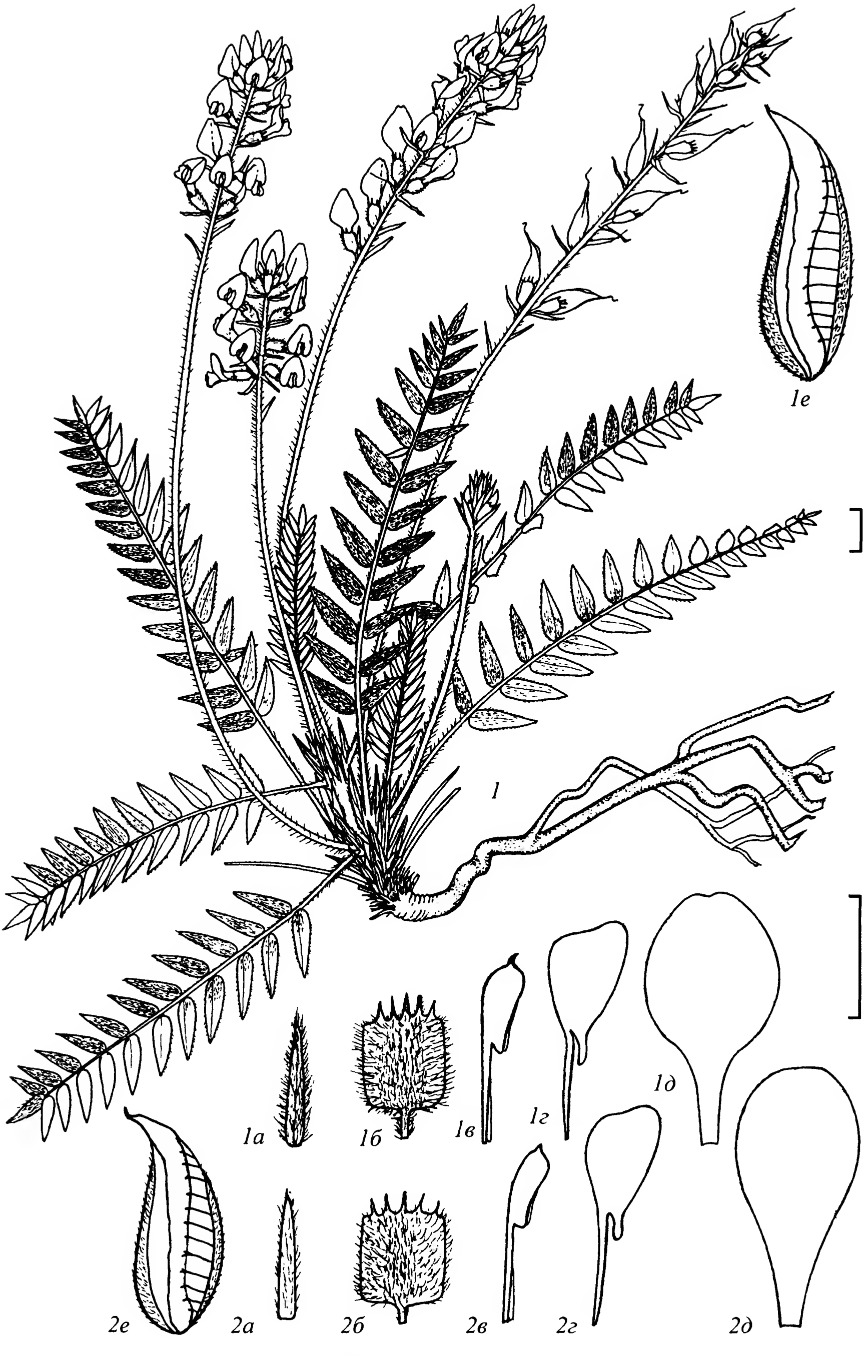
Area geographica. Rossia, prov. Wologda, in valle fluminis Suchona.

Многолетнее бесстебельное растение, 15—30 см выс. Листья 10—20 см дл.; листочки продолговато-яйцевидные, ланцетные, при основании усеченно-округлые или слегка сердцевидные, в числе 11—16 пар, 10—25 мм дл., 3—7 мм шир., снизу густо, сверху умеренно опушены шелковистыми, довольно короткими прижатыми или рыхло прижатыми волосками. Черешки в 1.5—4 раза короче листовой пластинки; как ось листа, так и черешок опушены рыхло прижатыми, довольно густыми волосками с примесью (преимущественно на черешке) более длинных полуоттопыренных волосков. Прилистники 10—20 мм дл., 3—5 мм шир., в свободной части с 1—2 ветвящимися выпуклыми жилками, сверху довольно густо опушены прижатыми белыми волосками. Цветоносы в числе 1—6, прямые или косо восходящие, равные листьям, после цветения в 1.5 раза их превышают, опушены длинными отторыренными и полуоттопыренными белыми волосками с примесью более коротких прижатых белых и черных волосков. Соцветие 10—25-цветковое, 3—6 мм дл., головчатое, затем прерывисто колосовидное, с цветками, отклоненными под углом 45—70°. Прицветники (нижние) 9—13 мм дл., 1—2.5 мм шир., с одной ветвящейся жилкой. Цветоножки 1—2 (при плодах 2.5—4) мм дл. Чашечка трубчато-колокольчатая 8—9 мм дл., опушена прижатыми (белыми и черными) и оттопыренными (белыми) волосками, с зубцами 1.5—2 мм дл. Венчик после распускания красно-фиолетовый, затем розовый или синеватый. Флаг 16—20 мм дл., с эллиптической, широкоэллиптической пластинкой 12—15 мм дл., 6—11 мм шир., довольно резко суженной в ноготок, с цельной или едва выемчатой верхушкой. Крылья 13— 16 мм дл., 4—6 мм шир., с косо обратнояйцевидной, на верхушке усеченной пластинкой 7—9 мм дл. Лодочка 12—14 мм дл., 2—3 мм шир., с треугольным носиком 1.0—1.5 мм дл. Бобы 17—22 мм дл., 6—7 мм шир., с коротким немного отогнутым носиком, опушенные рыхло прижатыми белыми и черными волосками, со спинной перегородкой, отсутствующей или до 1 мм шир., брюшной перегородкой 1—1.5 мм шир., с 10—14 плацентарными тяжами с каждой стороны. Цв. V—VI. Рис. 1. *1*.

Тип: Вологодская обл., Великоустюгский р-н, обрывы по левому берегу р. Сухоны между деревнями Прилуки и Каликино (около 30 км выше по течению от г. Великий Устюг, ниже устья р. Нижняя Ерга), 22 VI 2002, М. С. Князев (голотип — LE, изотип — SVER).

От *O. ponomarjevii* Knjasev отличается листочками в основании усеченно-округлыми или несколько серцевидными (а не округло-клиновидными), сверху опушенными шелковистыми рыхло прижатыми более короткими волосками, ориентированными параллельно средней жилке (а не длинными тусклыми полуоотопыренными, несколько спутанными волосками), более резко выпуклыми жилками прилистников, более узкой брюшной перегородкой бобов (1—1.5, а не 1.5—3 мм шир.), более длинными цветоножками (при плодах 2.5—4, а не 1—2 мм дл.) и более ранним временем цветения (май—начало июня, а не июнь—июль). От *O. ambigua* (Pall.) DC. и *O. strobilacea* Bunge отличается более бледными, красно-фиолетовыми, в сухом состоянии голубоватыми цветками (а не пурпурно-фиолетовыми, при гербаризации синими) и более длинными цветоножками; кроме того, от *O. ambigua* отличается флагом на верхушке округлым или едва выемчатым (а не более или менее глубоко выемчатым), развитой спинной перегородкой бобов (а не всегда отсутствующей), а от *O. strobilacea* (см. рисунок, *1*, *2*) — флагом, резко суженным в более узкий ноготок, более рыхлыми соцветиями, более узкой спинной перегородкой бобов.

Распространение. Россия, Вологодская обл. По берегам нижнего течения р. Сухоны. а) *Oxytropis wologdensis* Knjasev var. *wologdensis*. b) **O. wologdensis var. subverticillata Knjasev var. nov.** Ab *O. wologdensis* var. *wologdensis* foliolis aliquatenus verticillos quaterna approximatis differt.



Oxytropis wologdensis (*1*), *O. strobilacea* (*2*).

1 — общий вид; *1а*, *2а* — прицветник; *1б*, *2б* — чашечка (в развернутом виде с цветоножкой); *1в*, *2в* — лодочка; *1г*, *2г* — крыло; *1д*, *2д* — флаг; *1е*, *2е* — боб (одна из створок, изнутри). Масштабная линейка — 1 см.

Typus: Provincia Wologda, distr. Welikij Ustjug, ad ripam sinistram fl. Suchona, in abruptis inter pag. Mussino et Jastrebovo (circa 20 km adverso ab urbe Welikij Ustjug), 21 VI 2002, M. Knjasev (holo — LE, iso — SVER).

O. wologdensis var. *subverticillata* отличается от типовой формы листочками, отчасти собранными в мутовки по 4.

Тип: Вологодская обл. Великоустюгский р-н, по левобережным обрывам р. Сухоны, между деревнями Мусино и Ястребово (около 20 км выше г. Великий Устюг), 21 VI 2002, М. С. Князев (голотип — LE, изотип — SVER).

Единичные мутовки листочков отмечаются и у типовой формы, однако отдельные особи на всех листьях имеют по 1—4 мутовки листочков. Такие растения чаще (около 5 % популяции) встречаются в местонахождении у дер. Мусино.

На первый взгляд, описанный вид производит впечатление промежуточного между *O. kungurensis* Knjasev и *O. ivdelensis* Knjasev (Князев, 1999) — густота опушения, окраска цветков, угол отклонения их от цветоноса и даже время цветения, примерно, среднее между этими видами. Однако длинные волоски в опушении черешков и цветоносов направлены не строго горизонтально, а косо вверх, форма флага скорее сближает его с южноуральским эндемиком *O. ponomarjevii* Knjasev (Князев, 2001а). С другой стороны, характерные для *O. wologdensis* резко выраженные жилки на прилистниках, сохраняющиеся в виде волокон на каудексе после разрушения прилистников предшествующих сезонов, слегка сердцевидные основания более крупных листочков, довольно обычная мутовчатость в расположении части листочков, прижатое (а не полуоттопыренное) опушение с верхней стороны листочков не характерны для остролодочников секции *Orobia* уральской флоры, но вполне типичны для многих родственных сибирских видов. Из сибирских видов наибольшее сходство с нашим видом имеет *O. strobilacea*. Некоторые расы полиморфного *O. strobilacea*, прежде всего встречающиеся в сосновых борах, внешне очень похожи на *O. wologdensis*, отличаясь, на первый взгляд, разве что более густыми соцветиями и более короткими цветоножками. С другой стороны, форма флага у всех рас *O. strobilacea* устойчиво отличается от таковой у *O. wologdensis*. Возможно, *O. wologdensis* наиболее близок к сибирскому по происхождению анцестору, который дал начало всей серии родственных эндемичных уральских и европейских видов как ряда *Hallerae*, так и ряда *Strobilacei*, что и объясняет отмечаемые у него сходные черты и с сибирскими, и с различными группами уральских видов. Этот вид — анцестор, в один из периодов плейстоцена мог широко распространиться по всей территории умеренной зоны Западной Сибири и Европы. В конце этого периода, в горных районах Альпийской складчатости и на Урале его отдельные популяции трансформировались в серию эндемичных рас, тогда как на Сухоне реликтовые популяции сохранили исходные, а поэтому промежуточные черты.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49161).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 76—81.

Васильченко И. Т., Федченко Б. А. Oxytropis DC. (кроме секций *Baicalia* и *Polyadena*) // Флора СССР. М.; Л., 1948. Т. 13. С. 1—192, 221—229.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. I, II, III, IV // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 113—122; 2001а. Т. 86. № 1. С. 126—134; 2001б. Т. 86. № 2. С. 79—87; 2001в. Т. 86. № 4. С. 140—148.

Юрцев Б. Ю. Материалы к систематике арктических остролодочников // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та АН СССР. Л., 1959. Т. 19. С. 233—273.

Amman I. Stirpium rariorum in Imperio Rutheno sponte provenientum. Petropoli, 1739. 210 p.

Gmelin I. G. Flora sibirica sive historia plantarum sibiriae. St-Peterbourg, 1747. Bd 1. 250 p.

Linnaeus C. Hortus Upsalensis. Stockholmiae, 1748. 306 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Savage S. A catalogue of the Linnaean herbarium. London, 1945. 225 p.

SUMMARY

A new species *Oxytropis wologdensis* Knjasev from the North European Russia (Vologda Region) is described. It is closely related to the Siberian *O. strobilacea* Bunge. For *O. demidovii* Knjasev and *O. baschkiriensis* subsp. *skvortsovii* Knjasev the new combinations *O. kungurensis* subsp. *demidovii* and *O. baschkiriensis* var. *skvortsovii* are made. The specimen 926.46 kept in the Linnean Society of London (LINN) is proposed as the type of *O. uralensis* (L.) DC. *O. songorica* (Pall.) DC. is placed among the synonyms of *O. uralensis*.

УДК 582.492 (571.1/5) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© **Г. А. Пешкова**

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *EPHEDRA* (*EPHEDRACEAE*) ФЛОРЫ СИБИРИ

G. A. PESCHKOVA. SYNOPSIS OF THE SIBERIAN *EPHEDRA* SPECIES (*EPHEDRACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
e-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 16.04.2004
Окончательный вариант получен 07.10.2004

Род *Ephedra* представлен во «Флоре Сибири» (Ханминчун, 1988) 3 видами. Ревизия гербарных коллекций, хранящихся в гербариях (NS, NSK) Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск), показала, что в Сибири произрастает 12 видов этого рода. Приведен конспект сибирских видов рода *Ephedra* с указанием синонимов, типов, особенностей местообитания и распространения в Сибири. Даны ключ для определения видов и карты их ареалов.

Ключевые слова: *Ephedra*, ключ, конспект, распространение, карты, Сибирь.

Род *Ephedra* L. на территории Евразии содержит около 40 видов. Наибольшее их число, по данным И. Ф. Мусаева (1978), сосредоточено в горных регионах Азиатского континента, в частности, в Средней и Центральной Азии и Гималаях. Здесь отмечено в совокупности около 25 видов (Пахомова, 1968, 1971; Губанов, 1996; Liguo et al., 1999, 2001).

Южная Сибирь примыкает с севера к Центральной Азии. В пограничных между ними территориях находятся общие горные сооружения: Горный Алтай, Восточный Саян (Большой Саян), Хэнтэй. В связи с этим можно было ожидать, что во флоре Сибири число видов эфедры должно быть не менее 10. Но в сравнительно недавно опубликованной «Флоре Сибири» в обработке рода *Ephedra* В. И. Ханминчуном

(1988) было приведено только 3 вида: *E. dahurica*, *E. equisetina* и *E. monosperma*.[1] Чтобы определить видовой состав этого рода на территории Сибири, нами были изучены все гербарные коллекции, хранящиеся в 3 лабораториях Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения (ЦСБС СО РАН): Лаборатории гербарий — 420 листов гербария (NS); Лаборатории систематики высших сосудистых растений и флорогенетики, при которой находится гербарий им. М. Г. Попова (г. Новосибирск), — около 200 листов (NSK); Лаборатории дендрологии — около 100. Кроме того, частично учтены гербарные коллекции гербария им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете (TK). Перечисленные выше коллекции почти полностью охватывают все регионы Западной и Восточной Сибири, где обитают виды этого рода, в том числе немногочисленные сборы из равнинных степных райнов юга Западной Сибири.

Род *Ephedra* описан C. Linnaeus (1753) в составе 2 видов: европейского *E. distachya* и сибирского *E. monostachya* s. l. (включающего и *E. monosperma*). Первая монографическая обработка рода была опубликована C. A. Meyer (1846). Она содержит 21 вид, из них для России указано 6 видов, в том числе для Сибири 3. Последующие ботаники — C. F. Ledebour (1850), Н. С. Турчанинов (Turczaninow, 1856), П. Н. Крылов (1927), Е. Г. Бобров (1934), К. А. Соболевская (1953), М. Г. Попов (1957) — обычно приводили *E. distachya* (= *E. vulgaris*), *E. equisetina* (= *E. procera* auct.) и *E. monosperma*, к которому был отнесен и *E. dahurica*.

Некоторые изменения в трактовке ботаниками сибирских видов произошли с 1960-х годов. Л. П. Сергиевская (1961), подводя итоги изучения флоры Западной Сибири, впервые отметила в коллекциях Гербария им. Крылова присутствие нового для Сибири таксона *E. sinica* var. *pumila* из Кош-Агачского р-на Горного Алтая, который определен нами как *E. regeliana*. Ю. Д. Сосков (1968) в ходе ревизии видов рода *Ephedra* флоры СССР обнаружил около 20 гербарных экземпляров из Забайкалья, которые отличались двусемянными мегастробилами и шероховатыми веточками, и ошибочно отнес их к *E. sinica*. Однако, как установил В. Н. Сипливинский (1973), *E. sinica* описан с территории Северного Китая и имеет, как следует из протолога (Stapf, 1927), голые или почти голые веточки, чем существенно отличается от забайкальских растений. Для последних приоритетным названием является *E. dahurica*. Этот описанный Н. С. Турчаниновым с берегов р. Шилки вид нео́боснованно был отождествлен Бобровым (1934) с *E. monosperma*.

В дальнейшем исследователи флоры Сибири относили растения с шероховатыми веточками к *E. dahurica* (Бусик, 1979; Красноборов, 1984; Ханминчун, 1988; Коропачинский, Встовская, 2002; Встовская, Коропачинский, 2003, и др.). Общее число видов *Ephedra*, приводимых для Сибири, оставалось прежним — 3.

При определении видов *Ephedra* мы использовали обработки этого рода М. Г. Пахомовой (1968, 1971), а также недавно опубликованную обработку *Ephedra*, выполненную F. Liguo, Y. Yongfu и H. Riedl во «Flora of China» (1999, 2001); в последней содержатся хорошие рисунки всех китайских видов эфедры. Снабжена таблицами с рисунками многих видов «Флора Таджикской ССР» (Никитин, 1957). Имеются рисунки ряда видов этого рода в работах O. Stapf (1889) и R. Florin (1933).

В процессе изучения видов эфедры Сибири нами были выявлены их основные диагностические признаки. Необходимо отметить, что все виды эфедры, встречающиеся на территории Сибири, очень слабо отличаются друг от друга. Характерных, бросающихся в глаза признаков практически очень мало. Это — высота растений и степень одревеснения стеблей и ветвей, а также особенности веточек, в частности, их верхней части (прямые, дуговидно согнутые, извитые). Для выявления остальных диагностических признаков необходима бинокулярная лупа (микроскоп). К ним относятся число мегастробилов (1—2(3)); особенности микропилярной трубки (прямая, согнутая, извитая, закрученная в виде штопора) и поверхность веточек (гладкая, почти гладкая, едва шероховатая, явно или грубо шероховатые); степень срастания стерильных чешуй (чешуевидных листьев), особенно их верхней (внутренней) пары (до 1/3, 1/2, 2/3, 3/4—5/6 длины); основные признаки листьев — собственно влагалищ и их зубцов (форма, окраска, степень срастания листьев, общая длина влагалищ вместе с зубцами и отдельно зубцов, форма и окраска основания влагалищ, степень утолщения основания влагалищ, наличие беловатых матовых клеток на их поверхности, выемка между зубцами: округлая, тупоугольная, остроугольная).

---

[1] Автор или авторы при названиях видов опущены, так как они приводятся в конспекте, помещенном ниже.

Листья у сибирских видов эфедры, как правило, менее 10 мм дл.; они супротивные (2) или мутовчатые (3), в нижней части срастаются на разную высоту, образуя влагалище, в верхней части свободные (не сросшиеся), называемые зубцами.

Нами было установлено, что наиболее важным диагностическим признаком являются особенности строения влагалищ. При этом следует иметь в виду, что влагалища по мере старения растений деформируются, и их морфологические различия становятся незаметными, в первую очередь на нижних узлах веточек. Поэтому при определении растений необходимо принимать во внимание лишь вполне развитые влагалища в верхней половине веточек, а нередко лишь в самых верхних узлах веточек. По особенностям основных признаков влагалищ (с учетом и других признаков вегетативных органов) можно достоверно определить растение на любой стадии его развития, даже при отсутствии стробилов (рис. 1).

В результате ревизии гербарных материалов, хранящихся в ЦСБС СО РАН, было установлено, что на территории Сибири произрастает 12 видов рода *Ephedra*, конспект которых приводится ниже. В публикуемом ниже ключе для определения сибирских видов *Ephedra* нами использованы термины «констробил» (собрание стробилов) и производные от него — «мегаконстробил» и «микроконстробил», предложенные А. Л. Тахтаджяном (1978) и принятые Н. Н. Имханицкой (2003а).

Ephedra L.

1753, Sp. Pl.: 1040; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 462.

Лектотип (M. L. Green, 1929, Prop. Brit. Bot.: 192): *E. distachya* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *EPHEDRA*

1. Вполне развитые влагалища при основании темно-коричневые, почти черные, очень сильно утолщенные (в верхней части веточек нередко напоминают своей формой маленькую луковицу), круто суженные в перепончатые треугольные или ланцетные зубцы, более светлоокрашенные, коричневые или коричневатые (рис. 1, *1*, *3*) . . . . 2.

+ Вполне развитые влагалища светлые или коричневые, до темно-коричневых, более или менее утолщенные или не утолщенные при основании, постепенно переходящие в зубцы разной формы и длины . . . . 3.

2. Невысокие (до 25 см) кустарнички. Стерильные чешуевидные листья не сросшиеся или едва сросшиеся при основании, с довольно широким перепончатым и неровным (рваным) краем . . . . 1. *E. lomatolepis*.

+ Приземистые полукустарнички 3—7(15) см выс. Верхняя (внутренняя) пара стерильных чешуевидных листьев мегастробилов, сросшаяся на 2/3—5/6 своей длины . . . . 3. *E. regeliana*.

3. Листья (4)5—7 мм дл., сросшиеся почти до 1/2 их длины; основания влагалищ грязно-коричневые, утолщенные, с продольными вмятинами. Зубцы перепончатые, светлые или коричневые, узколанцетные или шиловидные, с острым кончиком (рис. 1, *4*) . . . . 4. *E. sinica*.

+ Листья (1.5)2—3(5) мм дл., сросшиеся до 2/3 своей длины или более. Зубцы от очень коротких, часто незаметных, до почти равных сросшейся части, но в этом случае листья менее 5 мм дл. . . . 4.

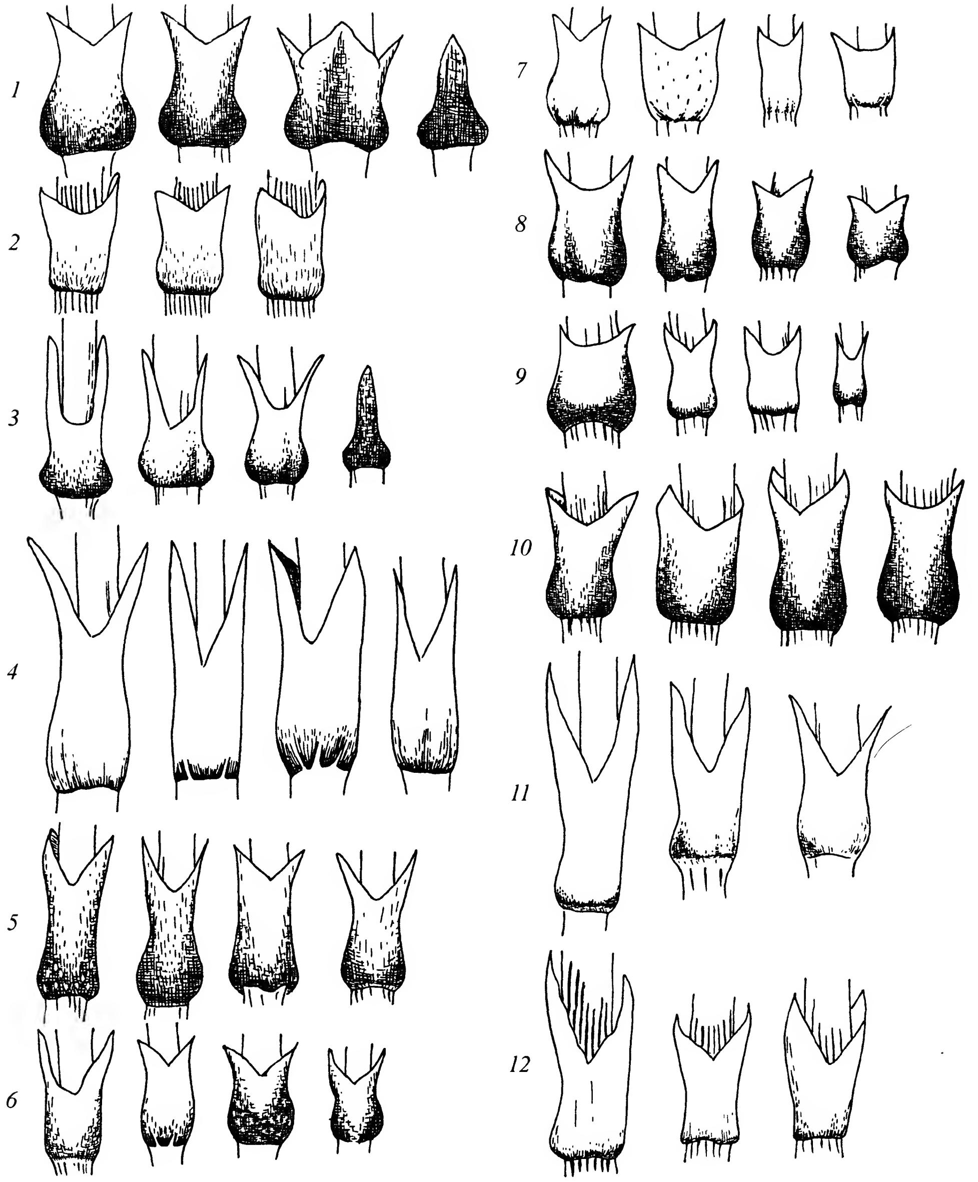


Рис. 1. Листья видов рода *Ephedra*.

1 — E. lomatolepis, 2 — E. intermedia, 3 — E. regeliana, 4 — E. sinica, 5 — E. dahurica, 6 — E. pseudodistachya, 7 — E. distachya, 8 — E. equisetina, 9 — E. botschantzevii, 10 — E. gerardiana, 11 — E. monosperma, 12 — E. fedtschenkoae. Масштабная линейка — 1 мм.

4. Веточки явно шероховатые. Мегаконстробилы (собрания мегастробилов) из 2(3) мегастробилов, обычно с 2 (редко 1) семенами . . . . 5.

+ Веточки гладкие или едва (слабо) шероховатые. Мегаконстробилы редуцированные до одного мегастробила с одним семенем (иногда с 2) . . . . 8.

5. Листья высоко, до 4/5 или более их длины, сросшиеся между собой. Влагалища светлые, желтоватые, рыжеватые до темно-рыжих, с округлой выемкой между короткими, нередко малозаметными зубцами (рис. 1, *2*, *7*) . . . . 6.

+ Листья до 2/3 или немного меньше сросшиеся между собой. Влагалища только в нижней части или полностью грязно- или красно-коричневые. Выемка между зубцами, как правило, острая. Зубцы от коротких, иногда притупленных до более длинных и заостренных (рис. 1, *5*, *6*) . . . . 7.

6. Влагалища светлые, желтоватые или рыжеватые, при основании не утолщенные или едва утолщенные (рис. 1, *7*). Зрелые мегаконстробилы слегка выступают из стерильных чешуевидных листьев. Микропилярная трубка 1—1.5 мм дл., прямая или слегка согнутая . . . . 7. *E. distachya*.

+ Влагалища рыжие до темно-рыжих, при основании более или менее утолщенные (рис. 1, *2*). Зрелые мегаконстробилы не выступают из стерильных чешуевидных листьев. Микропилярная трубка 3—6 мм дл., извитая в виде штопора . . . . 2. *E. intermedia*.

7. Листья (2.5)3—5 мм дл. Влагалища полностью или почти полностью красновато-коричневые, при основании едва утолщенные (расширенные), бокаловидные. Зубцы треугольные, коротко заостренные, посредине с хорошо заметными жилками, доходящими до верхушки (рис. 1, *5*) . . . . 5. *E. dahurica*.

+ Листья 1.5—2.2(3) мм дл. Основание влагалища утолщенное, темно окрашенное, грязно- или темно-коричневое, часто смятое в продольные складки; верхняя часть вместе с зубцами светлая или темно- или красно-коричневая. Зубцы от коротких притупленных до более длинных и заостренных (рис. 1, *6*) . . . . 6. *E. pseudodistachya*.

8. Листья сросшиеся более чем на 2/3 длины. Вполне развитые влагалища красновато-коричневые до почти черно-коричневых, при основании более или менее утолщенные, темноокрашенные. Выемка между зубцами округлая или тупоугольная (рис. 1, *8—10*) . . . . 9.

+ Листья сросшиеся на 1/2—2/3 длины. Влагалища светлые или рыжеватые, при самом основании иногда коричневые по всей окружности, почти не утолщенные. Выемка между зубцами чаще острая, иногда туповатая (рис. 1, *11*, *12*) . . . . 11.

9. Стебли, как правило, древеснеющие. Листья (1)1.5—2(2.2) мм дл., сросшиеся на 3/4 или более в цилиндрические влагалища, утолщенные при основании, вначале светлые пленчатые, позднее красновато- или темно-коричневые, со стороны зубцов более темноокрашенные. Зубцы обычно короткие, малозаметные, выемка между ними округлая или тупоугольная (рис. 1, *8*, *9*) . . . 10.

+ Надземная часть стебля почти не одревесневающая. Листья 2—2.5 мм дл., сросшиеся на 2/3 своей длины. Влагалища вначале в верхней части пленчатые, светлые; позднее становятся почти полностью темно- или черно-коричневыми. Зубцы островатые, выемка между ними чаще тупоугольная (рис. 1, *10*) . . . . 10. *E. gerardiana*.

10. Веточки совершенно гладкие . . . . 8. *E. equisetina*.

+ Веточки слабо шероховатые; шероховатость лучше просматривается под бинокуляром при боковом просвете . . . . 9. *E. botschantzevii*.

11. Микропилярная трубка 1.5—2 мм дл., извитая, согнутая или прямая на одном и том же растении. Веточки слабо и тонкошероховатые (часто шероховатость заметна лишь под лупой). Влагалища перепончатые, в верхней части светлые или рыжеватые, в самом основании нередко по всей окружности коричневые (рис. 1, *11*) . . . . 11. *E. monosperma*.

+ Микропилярная трубка 1—1.5 мм дл., прямая или слабосогнутая. Веточки голые, очень редко едва шероховатые. Влагалища, как правило, светлые, иногда в основании по всей окружности слегка рыжеватые (рис. 2, *12*) . . . . 12. *E. fedtschenkoae*.

Sect. 1. *Alatae* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 35. Тип: *E. alata* Stapf.

1. *E. lomatolepis* Schrenk, 1844, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Pétersb.) 3 : 210; C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7) 3 : 285; Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 90; Бобр., 1934, во Фл. СССР, 1 : 197; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 28; она же, в Раст. Центр. Азии, 6 : 26; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees. a. shrubs in South-West Asia, 10 : 11; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 98. — *E. stenosperma* Schrenk et C. A. Mey., 1846, l. c.: 267; Ledeb., 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 662; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 89. — *E. equisetina* auct. non Bunge: Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. min. p. (рис. 1, *1*).

Описан из Восточного Казахстана. Тип: «Ad lacum Balchasch in Songoria legit D. Schrenk» (LE).

Вид новый для флоры Сибири. Известен пока только из одного пункта: Тува, Эрзинский р-н, окр. оз. Тере-Холь. Песчаный берег. 7 VIII 1985, А. М. Лайдып (NS).

Общее распространение: Средняя и Центральная Азия.

Sect. 2. *Ephedra*. — *Ephedra* sect. *Pseudobaccatae* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 35, p. p.

Тип: *E. distachya* L.

Subsect. 1. *Ephedra*: Мусаев, 1978, Бот. журн. 63, 4 : 526. — Sect. *Ephedra* subsect. *Scabrae* Sosk., 1968, Бот. журн. 53, 1 : 86.

Тип: *E. distachya* L.

2. *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7)3 : 278; Ledeb., 1850, in Fl. Ross. 3, 2 : 664; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 90; Бобр., 1934, во Фл. СССР, 1 : 198; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 30; она же, 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 31; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in shrubs in South-West Asia, 10 : 10; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 98. — *E. intermedia* var. *schrenkii* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 62. — *E. monosperma* auct. non J. G. Gmel. ex C. A. Mey.: Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. min. p. (рис. 1, *2*).

Описан из Восточного Казахстана. Лектотип: «Im Hügeland um Tarbagatai, 12 VIII 1840 [♀ fr.] A. Schrenk» (LE, с 4 изолектотипами) (Имханицкая, 2003a: 146).

Ранее не приводился для флоры Сибири. Собран только в одном пункте без зрелых мегаконстробилов: Горно-Алтайская АО, Усть-Коксинский р-н, 50°10′с. ш., 86°18′в. д., 4 км вниз по течению р. Катуни от дер. Тюнгур, 1100 м выс., юго-зап. склон, выходы скальных пород, 22 VII 1983, Д. Шауло, А. Красников (NS).

Общее распространение: Юго-Зап., Средняя и Центральная Азия.

3. *E. regeliana* Florin, 1933, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 12, 1 : 17, tab. 3, fig. 2; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 28; она же, 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 32; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 8; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 99. — *E. monosperma* var. *disperma* Regel, 1880, Acta Horti Petropol. 6 : 479. — *E. monosperma* auct. non. J. G. Gmel. ex C. A. Mey.: Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 35, p. p.; Собол., 1953, Консп. фл. Тувы, 16, p. p. — *E. fedtschenkoae* auct. non Pauls.: Бобр., 1934, во Фл. СССР, 1 : 202, p. p. — *E. sinica* var. *pumila* auct. non Florin: Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб., 12, 1 : 3079. — *E. dahurica* auct. non Turcz.: Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32, p. p.: Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. min. p.

Описан с Северного Тянь-Шаня. Тип: Turkestan. Semirjetschensk, «am See Issyk-kul bei Prshewalsk (1903, V. I. Lipsky n 4393, ♀)» (LE).

Хорошо отличается от близких видов секции *Ephedra* сильно утолщенными в нижней части влагалищами темной, почти черно-коричневой окраски, тогда как зубцы их светлые или рыжеватые, узколанцетные, тесно сближенные (рис. 1, *3*).

В полупустынных нанофитоновых и ковыльковых степях, по шлейфам горных склонов, галечникам старых русел рек, на каменистых и песчаных местах до 1800 м над ур. м. Встречается на юге Горного Алтая и Тувы (рис. 2, *1*).

Общее распространение: Юго-Зап., Средняя и Центральная Азия.

4. *E. sinica* Stapf, 1927, Kew Bull. 4: 133; emend. Florin, 1933, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 12, 1 : 4, tab. 1, figs. 1—2; Пахом., 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 32, p. p.; Сипл., 1973, Новости сист. высш. раст., 10 : 355, p. p.; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 99. — *E. dahurica* auct. non Turcz.: Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1 : 53, p. p.

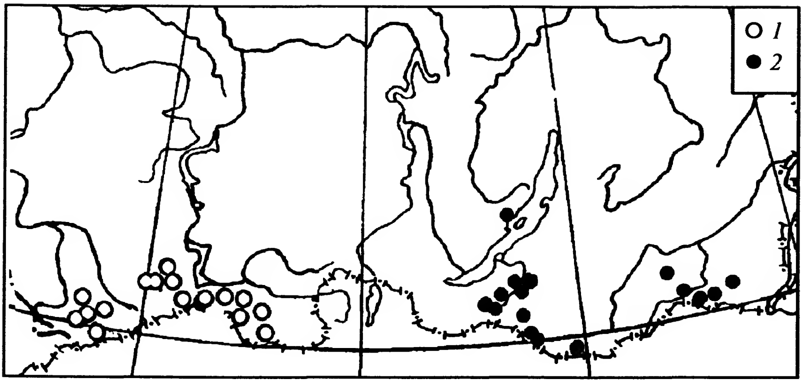


Рис. 2. Распространение *Ephedra regeliana* (*1*) и *E. dahurica* (*2*) в Сибири.

Описан из Северного Китая. «China borealis; [Prov.] Chili, Tanhwa, F. N. Meyer n 1905; without exact locality, comm.. B. E. Read., without exact locality, comm.. Parke, Davis et Co. sub nomine „Ma Huang" (name-type)» (K, B).

Florin (1933) уточнил, что в протологе написание пункта «Tanhwa» является неточным, правильное его название Tan wha.

Очень характерный вид, хорошо отличающийся от близкого *E. dahurica*, с которым имеет общий ареал, тонкими длинными сближенными, едва шероховатыми веточками, а также листьями (4)5—7 мм дл., с длинными тонко заостренными зубцами, почти равными по длине влагалищам. Основания влагалищ утолщенные, грязно-коричневые, с продольными вмятинами. Веточки иногда слабо извитые (рис. 1, *4*).

На каменисто-скалистых, чаще южных склонах, по вершинам сопок, в вострецовых, нителистниковых и тырсовых степях, иногда в березовых лесах. Изредка в южных районах Читинской обл., еще реже в Бурятии (рис. 3). Граница распространения между восточными, дауро-маньчжурскими видами *E. dahurica* и *E. sinica* и западным, алтае-саянским *E. pseudodistachya* проходит примерно около 100° в. д.

Общее распространение: Центральная Азия.

5. *E. dahurica* Turcz., 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27 : 421; Сипл., 1973, Новости сист. высш. раст., 10 : 256, p. p.; Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1 : 53,

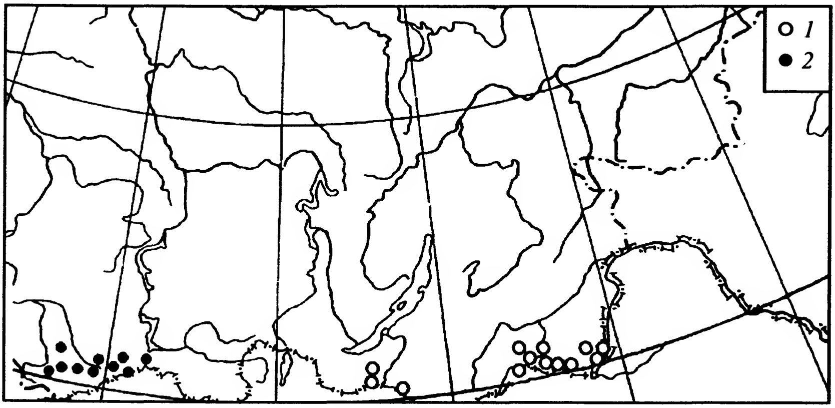


Рис. 3. Распространение *Ephedra sinica* (*1*) и *E. gerardiana* (*2*) в Сибири.

p. max. p.; Ханминчун, 1988. во Фл. Сиб. 1 : 85, p. min. p. — *E. monosperma* auct. non J. G. Gmel. ex C. A. Mey.: Бобр., 1934, во Фл. СССР, 1 : 202, p. p. — *E. sinica* auct. non Stapf: Соск., 1968, Бот. журн., 53, 1 : 89—91, p. p.

Описан из Читинской обл. (Даурия). Лектотип: «Ad fl. Schilka, VII 1833, Turcz.» (LE). (Сипливинский, 1973).

Хорошо отличается от *E. pseudodistachya* прямыми, не извитыми веточками, а также величиной и особенностями влагалищ (рис. 1, *5*).

В горных степях, у подножия склонов, среди зарослей ильма низкого, на вершинах сопок, скальных осыпях. Очень редок на западном побережье Байкала, чаще встречается на юге Бурятии и в Читинской области (рис. 2, *2*).

Общее распространение: Центральная Азия.

6. *E. pseudodistachya* Pachom., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 198, 29. — *E. vulgaris* Rich., 1826, Comm. bot. Conif. et Cycad.: 26, p. p.; C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7) 3 : 270, p. p.; Ledeb., 1850, in Fl. Ross. 3, 2 : 663, p. p.; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 88, p. p. — *E. sinica* var. *pumila* Florin, 1933, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 3, 12, 1 : 11, tab. 3, fig. 1. — *E. distachya* auct. non L.: Бобр., 1934, во Фл. СССР, 1 : 201, p. p.: Собол., 1953, Консп. фл. Тувы: 16, p. p.; Черепнин, 1957, Фл. южн. части Краснояр. края. 1 : 75; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб., 12, 1 : 3078, p. p.; она же, 1966, Фл. Забайк. 1 : 65 p. min. p.; Соск., 1968, Бот. журн., 53, 1 : 90, 91, p. p.; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 8, quoad syn. *E. pseudodistachya*. — *E. dahurica* auct. non Turcz.: Сипл., 1973, Новости сист. высш. раст., 10 : 356, p. p.; Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1 : 25, p. min. p.; Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32; Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. p. — *E. sinica* auct. non Stapf: Кашина, 1979, в Опред. раст. юга Краснояр. края: 55; Курбатский, 1983, во Фл. Краснояр. края, 1 : 52.

Описан из Средней Азии. Тип: «Семипал. обл. Зайсанск. у. Близ колодца Сар-Монак. Песчаная степь, 21 VI 1914, ♀ fr., Б. Шишкин (sub *E. vulgaris* teste Schischkin)» (LE).

Разновидность *E. sinica* var. *pumila* Florin, l. c. — синоним *E. pseudodistachya*, приводилась автором описания для северо-западной части Монголии (от Алтая до Хангая) и Тувы. Тип: «Changai auf Geröllhalden in Tal des Flusses Baidarik, 1928, N. V. Pavlov n 14 ♀» (LE, S).

E. pseudodistachya, по-видимому, является гибридогенным видом, возникшим от скрещивания равнинного *E. distachya* с горностепным *E. dahurica*, признаки которых он совмещает (рис. 1, *5*—*7*).

В каменисто-щебнистых предгорных и горных степях, поднимается в горы до 2000 м над ур. м., на прирусловых галечниках, солонцеватых местах, среди зарослей степных кустарников, на скалах, иногда в степных лугах. Обычен в южных районах Сибири от Алтая и восточной части Новосибирской обл. до юга Бурятии (окр. Гусиного оз. и южнее) (рис. 4, *2*).

Общее распространение: Средняя и Центральная Азия.

7. *E. distachya* L., 1753, Sp. Pl.: 1040; Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 66, p. p.; Бобр., 1934, во Фл СССР, 1 : 201, p. p.; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб., 12, 1 : 3078, p. p.; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 29; Соск., 1968, Бот. журн., 53, 1 : 90, 91; Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 8, p. p.; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 99; Имх., 2003, Бот. журн., 88, 5 : 140. — *E. monostachya* L., 1753, Sp. Pl.: 1040, s. str. —

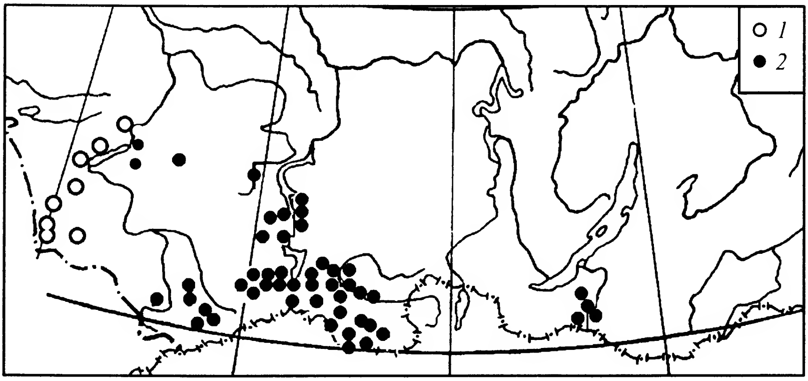


Рис. 4. Распространение *Ephedra distachya* (*1*) и *E. pseudodistachya* (*2*) в Сибири.

E. vulgaris Rich. 1826, Comm. bot. Conif. et Cycad.: 26; C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7) 3 : 270, p. p.; Ledeb., 1850, in Fl. Ross. 3, 2 : 663, p. p.; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 88, p. p. — *E. dahurica* auct. non Turcz.: Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. min. p. (рис. 1, *2*).

Описан из южной Франции и Испании («In G. Narbonensis, Hispaniae saxosis collibus marinus»). Тип: Herb. Linn. 1200/1 (LINN, photo — LE) (Coode, Cullen, 1965 : 85).

В равнинных степях, на песках и песчаных дюнах. Обычен в юго-западных районах Сибири (рис. 4, *1*). К востоку от предгорий Алтая замещается *E. pseudodistachya* Pachom. Часто встречаются гибриды *E. distachya* и *E. pseudodistachya*, особенно на востоке Новосибирской обл.

Общее распространение: Южн. Европа, Средиземноморье, Юго-Зап. и Средняя Азия.

Sect. 3. *Monospermae* Pachom., 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 28. — *Ephedra* sect. *Pseudobaccatae* Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 35, p. p.

Тип: *E. monosperma* J. G. Gmel. ex C. A. Mey.

Subsect. 2. *Glabrae* Sosk., 1968, Бот. журн., 53, 1 : 86. — Subsect. *Monospermae* I. Mussajev, 1978, Бот. журн. 63, 4 : 531. nom. inval. (sine bas.).

Тип: *E. equisetina* Bunge.

8. *E. equisetina* Bunge, 1852, Beitr. Kennth. Fl. Russl.: 324; id., 1854, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 7 : 500; Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 81, tab. 3, fig. 21, *1—4*; Бобр., 1934, во Фл. СССР. 1 : 203, p. p.; Собол., 1953, Консп. фл. Тувы: 16; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб., 12, 1 : 3079; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 32; она же, 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 28; Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32; Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. max. p.; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 100. — *E. procera* auct. non Fisch. et C. A. Mey.: Ledeb., 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 664; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 90. — *E. major* auct. non Host.: Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 12, p. p., quoad syn. *E. equisetina*.

Описан из Средней Азии (Западный Памиро-Алай, Зеравшанский хр.) «An den Felsen am oberen Sarafschan bis in die subalpine Region des Karatau um den See Kara-Kulan»). Лектотип: «Alexandri Lehmann Reliquiae botanicae № 1310», [♀ defl.

fr. immat] (P, изолектотипы (2) — LE). (Имханицкая, 2003б: 95; она же, 2003в: 189).

Кустарник, едва достигающий в Сибири 40 см выс., с совершенно голыми веточками и односемянными мегастробилами (рис. 1, *8*).

В горных, чаще каменистых степях, зарослях кустарников, на скалах, осыпях, барханных песках. Нередок в южных районах Горного Алтая и Тувы, значительно реже отмечается на юге Красноярского края и в Хакасии (рис. 5, *2*).

Общее распространение: Юго-Зап., Средняя и Центральная Азия.

9. *E. botschantzevii* Pachom., 1968, в Опред. Ср. Азии, 1 : 199, 33. — *E. monosperma* auct. non J. G. Gmel. ex C. A. Mey.: Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32; Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. min. p. — *E. major* auct. non Host.: Freitag a. Maier-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 12, p. p., quoad syn. *E. botschantzevii*.

Описан из Средней Азии. Тип: Казахстан, «Западный Тянь-Шань. Горы Каратау. Щебнисто-каменистый Ю-З склон хр. Булюк-Джон, 18 VII 1934, № 512. А. Пятаева. ♀ fr. mat.» (TASH).

Очень близок к *E. equisetina*, отличается от него слабой шероховатостью веточек. Приурочен к наиболее засушливым местообитаниям (рис. 1, *9*).

В каменисто-щебнистых опустыненных нанофитоновых степях, иногда на песках. Изредка в юго-восточной части Тувы (в окрестностях г. Кызыл и южнее) (рис. 5, *1*).

Общее распространение: Средняя Азия.

10. *E. gerardiana* Wall. ex Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 75, s. str., quoad var. *wallichii* Stapf, p. p.; emend Florin, 1933, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 3, 12, 1 : 21, text. tab. 3; tab. 4; fig. 1; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 33; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 100. — *E. gerardiana* Wall., 1831—1832, Numer. list. № 6048, nom. nud. — *E. monosperma* auct. non J. G. Gmel. ex C. A. Mey.: Креч., 1949, Список раст. Герб. фл. СССР, 89, № 3368б; Собол., 1953, Консп. фл. Тувы: 16, p. p.; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб. 12, 1 : 3078, p. p.; Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32; Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. p. — *E. major* auct. non Host.: Freitag a. Maier.-Stolte, 1994, in Browicz, Chorol. trees a. shrubs in South-West Asia, 10 : 12, p. p., quoad syn. *E. gerardiana*.

Описан из Гималаев. Тип: «Himalaya, Gerard.». Название вида *E. gerardiana*, опубликованное N. Wallich 1831—1832, l. c. без описания, было действительно

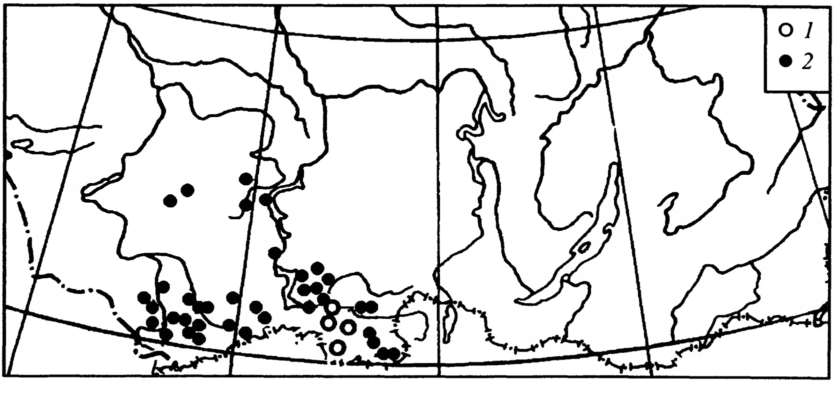


Рис. 5. Распространение *Ephedra botschantzevii* (*1*) и *E. equisetina* (*2*) в Сибири.

обнародовано Stapf, 1889, l. c.; последний описал несколько разновидностей этого вида. Однако, по мнению Florin (1933, l. c.), такое широкое понимание не соответствует объему вида Wallich. Он отнес к *E. gerardiana* s. str. лишь разновидность var. *wallichii* Stapf (l. c.: 75), отметив ее характерные отличия от других разновидностей, описанных Stapf (l. c.).

E. gerardiana, несомненно, принадлежит к подсекции *Glabrae* секции *Monospermae*. В отличие от *E. monosperma*, к которому ранее этот вид относили все сибирские исследователи, *E. gerardiana* имеет иной габитус; веточки с возрастом становятся бурыми или светло-коричневыми; влагалища вначале светлые, пленчатые в апикальной части, а в основании коричневые, с возрастом становятся почти полностью коричневыми или темно-коричневыми (рис. 1, *10*). Семена, как указывает Florin (l. c.), вначале выступающие из стерильных чешуевидных листьев, в зрелых плодах скрытые. Веточки едва шероховатые, иногда гладкие.

В среднем и верхнем поясах на высотах 1000—2500 м над ур. м.; только на южных склонах тех горных хребтов, где в нижнем поясе обычны полупустынные нанофитоновые и ковыльковые (из *Stipa glareosa*) сообщества, на скалах, каменистых склонах, ледниковых моренах, в каменисто-щебнистых и песчаных степях. Встречается в южных районах Горного Алтая (обычен в Кош-Агачском, редок в Улаганском) и Тувы (в Монгун-Тайгинском и Овюрском — часто, крайне редок в Пий-Хемском: хр. Уюкский) (рис. 3).

Общее распространение: Юго-Зап., Средняя и Центральная Азия.

11. *E. monosperma* J. G. Gmel. ex. C. A. Mey., 1846, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 6, Sci. Math. pt 2, Sci. Nat. 5(7) 3 : 279; Ledeb., 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 664; Turcz., 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 148; Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 73, p. p.; Florin, 1933, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 3, 12, 1 : 118, p. max. p.; Собол., 1953, Консп. фл. Тувы: 161, p. max. p.; М. Поп., 1957, Фл. Ср. Сиб. 1 : 47; Черепнин, 1957, Фл. южн. части Краснояр. края, 1 : 76; Караваев, 1958, Консп. фл. Якут.: 46; Малыш., 1965, Высокогорн. фл. Вост. Саяна: 55; Пахом., 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 29; Иванова, 1972, в Высокогорн. фл. Стан. нагорья: 45; Перфильева, 1974, в Опред. высш. раст. Якут.: 35; Бусик, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1 : 53; Кашина, 1979, в Опред. раст. юга Краснояр. края: 55; Курбатский, 1983, во Фл. Краснояр. края, 1 : 52; Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32, p. p.; Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. p.; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 100 (рис. 1, *11*).

Описан из Восточной Сибири с берегов р. Лены по сборам J. G. Gmelin (1747). («Hab. ad Lenam amnem! Gmel.!»). Автентичные экземпляры растений, изображенные во «Flora sibirica» И. Г. Гмелина (Gmelin, 1747), по-видимому, хранятся в BM (см.: Имханицкая, 2003а: 143).

На скалах, каменистых обрывах, на выходах горных, преимущественно карбонатных пород, в каменисто-щебнистых степях, по прирусловым галечникам поднимается до подгольцового, реже гольцового пояса до высоты 1700 м, заходит в сухие сосняки и даже в долинные ельники. Наиболее широко распространенный в Сибири вид, обычный в ее северо-восточных и восточных регионах: Якутии, Читинской обл., Бурятии, Красноярском крае и северной части Тувы; отсутствует на Алтае и очень редок на юге Тувы (рис. 6, *1*).

Общее распространение: Центральная Азия.

12. *E. fedtschenkoae* Pauls., 1904, Bot. Tidsskr. 2 : 254 («Fedtschenkoi»); Florin, 1933, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. ser. 3, 12, 1 : 19, tab. 2, fig. 3; Бобр., 1934, во

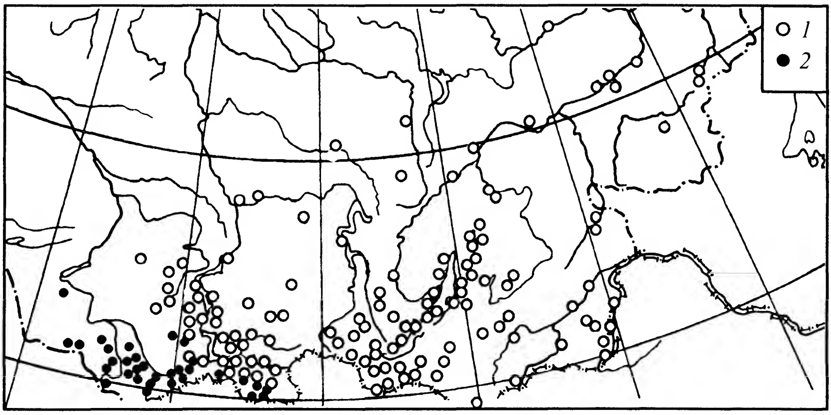


Рис. 6. Распространение *Ephedra monosperma* (*1*) и *E. fedtschenkoae* (*2*) в Сибири.

Фл. СССР, 1 : 122, p. p.; Пахом., 1968, в Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 33; она же, 1971, в Раст. Центр. Азии, 6 : 28; Liguo et al., 1999, in Fl. China, 4 : 101. — *E. procera* var. *humilis* auct. non Regel: Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1 : 91. — *E. monosperma* auct. non J. G. Gmel. ex C. A. Mey.: Stapf, 1889, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw. Wien), 56, 2 : 73, p. p.; Собол., 1953, Консп. фл. Тувы: 16, p. p.; Красноб., 1984, Опред. раст. Тув. АССР: 32, p. p.; Ханминчун, 1988, во Фл. Сиб. 1 : 85, p. p.

Описан с Восточного Памира. Тип: «Pamir: N 651 on dry mountains on an peninsula in the lake Kara-Kul. Alt. 4200 m July 1. 1898» (C, photo — Florin, l. c., tab. 2, fig. 3).

Близок к *E. monosperma*, в отличие от которого имеет не утолщенные при основании влагалища, почти полностью беловатые или желтоватые, иногда в нижней части по всей окружности рыжеватые или светло-коричневые; выемка между зубцами всегда острая, зубцы притупленные. Веточки гладкие, очень редко едва шероховатые (рис. 1, *12*).

В верхнем и среднем горных поясах (1700—2500 м над ур. м.), на скалах, нередко карбонатных, альпийских лугах, в каменистых степях, щебнистых тундрах, по речным галечникам; иногда на скалах в нижнем поясе. Встречается в горах южной Сибири: в Горном Алтае и Алтайском крае, на юге Тувы, изредка на Салаирском кряже и в Кузнецком Алатау. Северо-восточнее замещается *E. monosperma* (рис. 6, *2*).

Общее распространение: Средняя и Центральная Азия.

Благодарности

Неоценимую помощь в изучении видов рода *Ephedra* оказал профессор H. Freitag (Kassel, Deutschland), любезно приславший ксерокопии основных трудов по роду: Stapf (1889), Florin (1933), а также ксерокопии протологов нескольких видов и ряда других работ, представляющих интерес для познания видов эфедры. М. Н. Ломоносова, куратор гербарных коллекций при Лаборатории Гербария ЦСБС, оказала большое содействие при выполнении этой работы. Рисунки листьев выполнила И. В. Хан, рисунки карт и большую техническую помощь при подготовке статьи — Л. З. Лукманова. Всем им я выражаю глубокую и искреннюю благодарность. Считаю также своим приятным долгом поблагодарить Н. Н. Имханицкую за ценные советы и критические замечания, высказанные ею при просмотре рукописи статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48988, 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Сем. Эфедровые — *Ephedraceae* Wettst. // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 195—204.

Бусик В. В. Сем. *Ephedraceae*, или Хвойниковые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 53.

Встовская Т. Н., Коропачинский И. Ю. Определитель местных и экзотических древесных растений Сибири. Новосибирск, 2003. 702 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Имханицкая Н. Н. Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*) I. Секция *Ephedra* // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 5. С. 139—148.

Имханицкая Н. Н. Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*) II. Секция *Monospermae* // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 6. С. 94—101.

Имханицкая Н. Н. Fam. *Ephedraceae* Dumort. // Конспект флоры Кавказа / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 2003в. Т. 1. С. 185—190.

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 708 с.

Красноборов И. М. Сем. *Ephedraceae* — Эфедровые // Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. С. 32.

Крылов П. Н. Ephedra L. — Хвойник // Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Вып. 1. С. 87—91.

Мусаев И. Ф. К географии и филогении представителей рода эфедра // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 523—543.

Никитин В. А. Род Хвойник, эфедра — *Ephedra* L. // Флора Таджикской ССР. Папоротникообразные — Злаки. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 61—83.

Пахомова М. Г. Сем. *Ephedraceae* — Хвойниковые // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры Средней Азии. Ташкент, 1968. Т. 1. С. 25—34.

Пахомова М. Г. Сем. *Ephedraceae* Dum. // Растения Центральной Азии / Под ред. В. И. Грубова. Л., 1971. Вып. 6. С. 25—33.

Попов М. Г. Ephedraceae — Эфедровые // Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 47.

Сергиевская Л. П. Ephedraceae — Эфедровые // Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12. Ч. 1. С. 3078—3079.

Сипливинский В. Н. Заметки о байкальской флоре // Новости сист. высш. раст. Т. 10. 1973. С. 345—361.

Соболевская К. А. Эфедровые — *Ephedraceae* // Конспект флоры Тувы. Новосибирск, 1953. С. 16.

Сосков Ю. Д. Три линии развития в секции *Ephedra* рода *Ephedra* L. во флоре СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 85—91.

Тахтаджян А. Л. Семейство Эфедровые (*Ephedraceae*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 300—302.

Ханминчун В. М. Семейство *Ephedraceae* — Эфедровые, Хвойниковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1 (*Lycopodiaceae* — *Hydrocharitaceae*). С. 85—86.

Coode M. J. E., Cullen J. Ephedraceae / Ed. by P. H. Davis. Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 84—85.

Florin R. Über einige neue oder wenig bekannte asiatische *Ephedra* — Arten der sect. *Pseudobaccatae* Stapf // Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. Ser. 3. 1933. Bd 12. N 1. S. 1—44.

Gmelin J. G. Flora sibirica sive historia plantarum Sibiriae. Petropoli, 1747. T. 1. P. 171—175.

Ledebour C. F. Род *Ephedra* L. // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1850. Vol. 3. Pars 2. P. 662—665.

Liguo F., Yongfu Y., Riedl H. Ephedraceae // Flora of China: *Cycadaceae* through *Fagaceae*. St. Louis, 1999. Vol. 4. P. 97—101.

Liguo F., Yongfu Y., Riedl H. Ephedraceae // Flora of China: Illustration *Cycadaceae* through *Fagaceae*. St. Louis, 2001. Vol. 4. P. 109—113.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1040 p.

Meyer C. A. Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*, durch Abbildungen erläutert // Mém. Acad. Sci. Pétersb. Sér. 6, Sci. Math. pt 2. Sci. Nat. 1846. T. 5(7). Fasc. 3. P. 225—298.

Stapf O. Die Arten der Gattung *Ephedra* // Denkschr. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Wien, 1889. Bd 56. Abt. 2. S. 112.

Stapf O. Ma Huang of Chili (*Ephedra sinica* Stapf) // Kew Bull. 1927. N 3. P. 133—134.

Turczaninow N. S. // Flora Baicalensi-Dahurica. Mosquae, 1856. Vol. 2. Pars 2. P. 147—149.

SUMMARY

The genus *Ephedra* is represented by three species in «Flora of Siberia» (Khanminchun, 1988). The revision of the herbarium specimens in the Central Siberian Botanical Garden (NS, NSK) has shown that 12 species of this genus occur in Siberia. A synopsis of these species of the genus *Ephedra* with indication of the main synonyms and peculiarities of habitats and distribution is presented. A key to the species and maps of their geographic ranges also are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

© Е. А. Пименова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В СИХОТЭ-АЛИНСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Ye. A. PIMENOVA. FLORISTIC RECORDS IN THE SIKHOTE-ALIN BIOSPHERE RESERVE

Сихотэ-Алинский биосферный государственный природный заповедник
692150 Приморский край, пос. Терней, ул. Партизанская, 44
Факс (42374) 31378
E-mail: sixote@vld.global-one.ru
Поступила 07.04.2004

Приводится 47 новых для флоры Сихотэ-Алинского биосферного заповедника видов сосудистых растений, из них 39 аборигенных и 8 адвентивных. 2 вида — *Carex laxa* и *C. livida* из числа внесенных в Красную книгу РСФСР и 1 — *Veronicastrum cerasifolium*, эндемичный для Приморского края, являются редкими на территории заповедника.

Ключевые слова: флора, флористические находки, Сихотэ-Алинский заповедник.

Первый список флоры Сихотэ-Алинского заповедника был приведен Н. С. Шеметовой (1975). Он насчитывал 827 видов сосудистых растений. В последующем эти данные были дополнены разными исследователями в результате новых находок видов на территории заповедника (Смирнова, Флягина, 1975; Шаульская, 1981; Флягина, 1981; Флягина, Шаульская, 1985; Шаульская и др., 1987; Нестерова, 1994; и др.). В последнем обобщающем списке флоры Сихотэ-Алинского заповедника указывается 1145 видов сосудистых растений (Смирнова и др., 2000).

Изучение флоры заповедника нами начато в 2000 г. Проведена инвентаризация гербария Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (САБЗ), в котором, по нашим данным, хранится около 5000 образцов сосудистых растений. В результате полевых работ в заповеднике (урочища Голубичное и Благодатное, гора Глухоманка, Солонцовские озера, р. Колумбе и др.) собрано около 2000 гербарных листов и уточнено распространение ряда видов на его территории. По собственным сборам и критической ревизии коллекций, хранящихся в Гербариях САБЗ и Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (VLA), выявлено 47 новых видов для Сихотэ-Алинского заповедника. Из них 39 видов — представители местной флоры, а 8 видов относятся к числу заносных на его территории.

Названия растений и большинство данных по их распространению приводятся по изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996, т. 1—8). Цитируемые образцы растений хранятся в гербариях САБЗ и БПИ. Дублеты наших сборов переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Сборы автора статьи цитируются без указания фамилии коллектора. Образцы, приводимые без обозначения их места хранения, находятся в гербарии САБЗ. В списке заносные виды на территории заповедника отмечены звездочкой (*).

Parathelypteris nipponica (Franch. et Savat.) Ching. Нахождение вида подтверждается неоднократными сборами на исследуемой территории: урочище «Абрек», влажный белоберезник, 14 VII 1978, Н. А. Шаульская; там же, истоки р. Скрытая, белоберезник, 13 VIII 1983, она же (VLA); урочище «Ясная», болото, 2 IX 1997, Е. А. Смирнова; урочище «Голубичное», восточная окраина оз. Голубичное, по сырым местам, 17 VIII 2000. Распространение вида показано для территории заповедника (Цвелёв, 1991), но в списке флоры (Смирнова и др., 2000) он отсутствует. Образцы нередко ошибочно относились к морфологически сходному *Thelypteris thelypteroides* (Michx.) Holub, обитающему в тех же экологических условиях.

Aconitum kusnezoffii Reichenb. Вид довольно широко распространенный в Приморском крае, в том числе указанный из нескольких пунктов на севере Тернейского р-на (Луферов, 1995). В гербарии САБЗ обнаружено 2 сбора, подтверждающие его нахождение также и на территории заповедника: урочище «Курума» долина ручья Жадонок, у избы, 10 IX 1962, Ю. А. Доронина; верховья ручья Большой Поднебесный, долина, 13 VIII 1980, И. А. Флягина.

Pseudostellaria ebracteata (Kom.) N. S. Pavlova. В гербарных фондах БПИ хранится единственный образец из окрестностей пос. Терней (ручей Второй, у подножия горы Малиновой, на влажных камнях у воды, 4 VII 1985, Н. А. Шаульская), ошибочно отнесенный к *P. rupestris* (Turcz.) Pax и позднее переопределенный Н. С. Павловой. Нами обнаружено несколько местонахождений вида на западном макросклоне Сихотэ-Алиня в северной части заповедника: урочище «Венера», ручей Венера, на замшелых камнях у воды, 23 VI 2000; урочище «Снежная-Светлая», среднее течение р. Серокаменка, долинный елово-пихтовый лес, на моховых подушках, 26 VII 2003.

**Stellaria graminea* L. Заносный в Приморском крае вид. Собран однажды на территории заповедника в урочище «Венера», долина р. Большая Южная, обочина дороги, 18 VI 2000. В списке флоры заповедника отсутствует (Смирнова и др., 2000).

Atriplex subcordata Kitag. Вид приурочен к морскому побережью и берегам солоноватоводных прибрежных озер. Ранее неоднократно собирался на территории заповедника: урочище «Абрек», на песке морского берега, 10 VIII 1976, Н. А. Шаульская; 18 км к югу от пос. Терней, берег оз. Благодатное, 9 VIII 1979, Н. С. Пробатова; там же, 27 VIII 1981, Н. А. Шаульская (VLA). Подтверждается нашими сборами в урочище «Благодатное»: юго-восточный берег оз. Благодатного, 16 VIII 2000; мыс Северный, берег моря, 23 VIII 2001. Ни в одном из списков флоры (Шеметова, 1975; Смирнова и др., 2000) для заповедника не приводится.

Persicaria extremiorientalis (Worosch.) Tzvel. Распространение вида показано для заповедника (Цвелёв, 1989), но в списке флоры (Смирнова и др., 2000) он отсутствует. В гербарии САБЗ хранится сбор с юго-восточной части заповедника: урочище «Абрек», нижнее течение р. Скрытой, болото, 4 IX 1980, Н. А. Шаульская.

**Truellum sagittatum* (L.) Soják. Предположительно заносный вид в Приморском крае (Ворошилов, 1982). Неоднократно собирался на территории заповедника: долина р. Заболоченной, кедровник с темнохвойными и березой белой, у дороги, 13 VIII 1979, Г. Елисеева; урочище «Благодатное», сырой луг, 8 IX 1997, Е. А. Смирнова; там же, мыс Северный, берег моря, на галечнике, 23 VIII 2001.

Aconogonon ajanense (Regel et Tiling) Hara. В гербарии САБЗ обнаружен единственный образец из сборов Е. А. Смирновой с тундрового пояса г. Лысой, 20 VII 1970. Указывается для ряда горных вершин хребта Сихотэ-Алинь (Цвелёв, 1989), но для территории заповедника ранее не приводился.

Triadenum japonicum (Blume) Makino. Обнаружено 2 местонахождения вида в прибрежной части заповедника: урочище «Джигит», болото, 14 VIII 2001; урочище «Благодатное», сырой луг у оз. Благодатного, 22 VIII 2001. Встречается единичными экземплярами среди луго-болотного разнотравья, часто вместе с *Epilobium palustre* L. Для заповедной территории приводится впервые.

Viola pacifica Juz. Небольшая популяция найдена в урочище «Нечет», вдоль дороги по границе заповедника, на каменистой россыпи у подножия склона, 11 VII 2000. В САБЗ проходит восточная граница распространения вида.

V. variegata Fisch. ex Link. Выявлен в урочище «Благодатное», на северо-западной оконечности оз. Благодатное, в дубняке с лиственницей, 24 V 2001. Обнаруженная нами популяция этого вида приурочена к низменным, периодически переувлажненным участкам. Ранее отмечался только на горных склонах (Безделева, 1987).

V. primorskajensis (W. Beck.) Worosch. Вид показан для районов, граничащих с заповедником (Безделева, 1987). На исследуемой территории собран лишь однажды в урочище «Курума», на поляне перед избой, 17 V 2001.

**Lepidium densiflorum* Schrad. Заносный вид. Ранее для территории заповедника не приводился (Шеметова, 1975; Смирнова и др., 2000). В небольшом количестве был встречен в урочище «Венера», долина р. Малой Теневой, на обочине дороги, 27 VI 2000.

Dontostemon intermedius Worosch. В Гербарии САБЗ обнаружено 2 сбора с территории заповедника: урочище «Благодатное», водораздел ручьев Сухого и Первого, 28 VI 1961, Ю. Доронина; урочище «Нечет», верховья ручья Корейского, обнажения туфов, 25 VII 1980, И. А. Флягина. Ранее образцы были ошибочно определены соответственно как *D. integrifolius* (L.) C. A. Mey. и *D. dentatus* (Bunge) Ledeb. Приводился В. Н. Ворошиловым только для окрестностей пос. Рудная пристань, откуда и был описан этим автором (Ворошилов, 1972). Наши данные существенно дополняют представления о распространении этого эндемичного вида в Приморье.

Rhododendron redowskianum Maxim. Собран на территории заповедника: хр. Дальний, гора Острая, 1400 м над ур. м., 25 VI 1970, Е. А. Смирнова. Находка вида свидетельствует о более южном его распространении, чем приводилось ранее (Вышин, 1990).

Cassiope ericoides (Pall.) D. Don. Редкий вид в горах Сихотэ-Алиня (Вышин, 1990). Ближайшее к исследуемой нами территории местонахождение на горе Высокой (1758 м) в окрестностях с. Молодежное. При просмотре гербария САБЗ выявлен также и в заповеднике: хр. Голубичный, высота 1500 м, среди камней, 22 VII 1970, Е. А. Смирнова.

Spiraea humilis Pojark. Вид близкий к *S. salicifolia* L. и часто принимался за него. В Приморском крае показан для верховий р. Бикин (Якубов и др., 1996). В заповеднике собран лишь однажды: бассейн р. Колумбе, урочище «Венера», лиственничник багульниковый, 20 VI 2000.

**Potentilla norvegica* L. Заносный вид. Ранее во флоре заповедника выявлен не был (Смирнова и др., 2000). Собран в урочище «Венера», в долине р. Большой Южной, на обочине дороги, 18 VI 2000.

Rosa amblyotis C. A. Mey. Вид, широко распространенный в Приморском крае (Якубов и др., 1996). В списке видов флоры заповедника (Смирнова и др., 2000) отсутствует. Неоднократно собирался разными исследователями на территории заповедника, но зачастую принимался за *Rosa davurica* Pall. В гербарии САБЗ хранятся образцы: урочище «Усть-Серебряный», дорога, 22 VI 1957, Н. С. Шеметова; р. Сычуговка (Серебрянка), сухое место, 4 VIII 1960, Ю. А. Доронина; урочище «Венера», кедрово-широколиственный лес, 16 VI 2000. Несколько сборов Н. С. Шеметовой из бассейна р. Колумбе хранятся в Гербарии БПИ (VLA).

**Melilotus albus* Medik. Заносный вид. В списке флоры заповедника отсутствует (Смирнова и др., 2000). Несколько экземпляров обнаружено в урочище «Куналейка», на обочине дороги (участок от южной границы заповедника к перевалу Голубичный), 19 VII 2000.

Epilobium fastigiato-ramosum Nakai. В Гербарии БПИ (VLA) хранится образец, собранный К. Д. Степановой и Н. Н. Качура на территории заповедника: урочище «Абрек», сухой луг у юго-восточной границы, 13 VIII 1964, который был определен А. К. Скворцовым в 1982 г. По указанному образцу вид был показан для исследуемого района (Скворцов, 1991). В Гербарии САБЗ имеются еще 2 гербарных образца, подтверждающих нахождение вида на территории заповедника: урочище «Колумбе», каплановские солонцы, 6 VIII 1980, В. Ф. Редьков; урочище «Ясная», верховья р. Ясной, профиль на гари, северный склон, 21 IX 2001. Отсутствует в списке флоры заповедника (Смирнова и др., 2000).

Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen. Собран Н. А. Шаульской: урочище «Абрек», устье ключа у вольеры, скалистый склон, 25 VI 1976. Нами неоднократно отмечался в приустьевых участках ручьев и на побережье в том же урочище.

Gentiana scabra Bunge. Вид, широко распространенный в Приморском крае (Харкевич, 1995). Для территории заповедника приводится нами по единственному образцу, хранящемуся в гербарии САБЗ: урочище «Благодатное», вдоль дороги к морю, 27 IX 1989, Т. Русских.

Ophelia wilfordii A. Kerner. В Гербарии САБЗ хранится сбор: урочище «Благодатное», приморская терраса, 29 VIII 1974 (коллектор неизвестен). Большая популяция этого вида обнаружена нами в окрестностях пос. Терней, в приморском дубняке, 31 VII 2000. Хотя раньше вид был показан для территории заповедника (Харкевич, 1995), в списке флоры он не учтен (Смирнова и др., 2002).

**Convolvulus arvensis* L. Часто как сорный. В сводных списках сосудистых растений заповедника отсутствует (Шеметова, 1975; Смирнова и др., 2000). Собран в урочище «Куналейка», дорога на перевал Голубичный, обочина, 19 VII 2000. В последнее время неоднократно отмечался нами по обочинам дорог на территории заповедника.

Lappula squarrosa (Retz.) Dumort. Широко распространенный в Приморском крае вид (Старченко, 1991). Также собран дважды на территории заповедника Е. А. Смирновой на россыпях по южному склону в верховьях р. Серебрянка, 4 VII 1969 и в урочище «Благодатное», 10 VIII 1980.

Scutellaria ikonnikovii Juz. В Гербарии САБЗ хранятся образцы, собранные в северной и северо-восточной частях заповедника: урочище «Колумбе», солонцы, 8 VIII 1980, В. Ф. Редьков; там же, кордон Усть-Проходной, осоковое болото, 16 VII 1983, Д. Милько; урочище «Нечет», обочина дороги по границе заповедника, 11 VII 2000. Ранее распространение этого вида было показано только для районов, граничащих с исследуемой территорией (Пробатова, 1995).

Scutellaria ochotensis Probat. В Гербарии БПИ (VLA) хранится образец, собранный И. Б. Вышиным в окрестностях пос. Светлая, Тернейского р-на, 10 VIII 1980. Согласно Н. С. Пробатовой (1995), указанное место сбора считалось предельной точкой на юго-восточной границе распространения вида и ближайшей к заповеднику. Позже нами было обнаружено 2 новых местонахождения вида на территории заповедника: урочище «Абрек», ручей Булатовский, у воды, 11 VIII 2000; урочище «Голубичное», восточный берег оз. Голубичного, сырые места, 1 IX 2002. Новые находки дополняют представления о распространении вида в Приморском крае.

**Galeopsis ladanum* L. Заносный вид. Для территории заповедника не указывается (Смирнова и др., 2000). В Гербарии САБЗ имеется гербарный образец из ранних сборов: урочище «Усть-Серебряный», у заброшенных домов, 15 VIII 1956, Целуйко. К настоящему времени дальнейшего распространения вида на территории заповедника не наблюдается.

Mimulus stolonifer Novopokr. С территории заповедника известен по единственному сбору: урочище «Курума», ручей Чащевитый, дубняк по южному склону, скальные выступы, 25 VII 1980, Е. А. Смирнова. Эндемичный вид для южного и центрального Сихотэ-Алиня. Все ранее известные места сбора находились в Хасанском р-не и в северной части Тернейского р-на Приморского края, севернее заповедника (Иванина, 1991). Обнаруженное местонахождение вида в САБЗ существенно сокращает разрыв в ареале между южными и северными популяциями вида.

Veronicastrum cerasifolium (Monjuschko) Yamazaki. На территории заповедника обнаружено всего несколько экземпляров в урочище «Куналейка», на обочине дороги к перевалу Голубичный, 19 VII 2000. Эндемичный для южного Сихотэ-Алиня вид, включенный в «Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края» (2002). В заповеднике собран впервые.

Pedicularis kuznetzovii Kom. На территории заповедника был собран дважды: верховья р. Таежная, высокогорный ельник, 23 VII 1970, Е. А. Смирнова; гора Глухоманка, истоки ручья Светлый, высокогорный ельник с березой каменной, 21 VIII 2003. Это самые южные находки вида в горах Сихотэ-Алиня. Ранее для территории заповедника не приводился (Шеметова, 1975; Смирнова и др., 2000).

**Odontites vulgaris* Moench. Заносный вид в Приморском крае. Собран и на территории заповедника: урочище «Благодатное», 9 IX 1999, И. А. Нестерова. В последнее время быстро распространяется по антропогенным участкам. В списке флоры заповедника отсутствует (Смирнова и др., 2000).

Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl. В Гербарии САБЗ хранится единственный сбор этого вида: урочище «Благодатное», мыс Северный, сырой луг, 20 VI 1996, Е. А. Смирнова. Ранее вид не приводился для центральной части Сихотэ-Алиня (Баркалов, 1987а), в том числе и для территории заповедника.

Allium komarovianum Vved. Ранее указывался только для юга Приморского края (Баркалов, 1987б). На территории заповедника собран в урочище «Голубичное», на прибрежных скалах, 9 VIII 2001. Новое местонахождение вида значительно оторвано от его основной части ареала в Приморском крае.

A. spirale Willd. ex Schlecht. Широко распространенный в Приморском крае вид. Неоднократно собирался и на территории заповедника, но был определен как *A. senescens* L., также обитающий здесь. Подтверждается сборами с приморской территории заповедника: урочище «Абрек», на скалах, 10 IX 1977, Н. А. Шаульская (VLA); урочище «Большая Инокова», прибрежные скалы, 15 VIII 2001; урочище «Голубичное», южная окраина оз. Голубичное, каменисто-песчаные сухие луга, 30 VIII 2002; там же, каменисто-песчаная терраса у моря, 30 VIII 2002.

Juncus alpinoarticulatus Chaix. Вид с обширным ареалом на российском Дальнем Востоке, но для Приморского края ранее не приводился (Ворошилов, 1982; Новиков, 1985). На территории заповедника собирался неоднократно: урочище «Абрек», долина р. Скрытой, разнотравный луг, 3 VIII 1957, Н. С. Шеметова; урочище «Благодатное», болото с голубикой, 24 VIII 1981, Н. А. Шаульская; там же, сырой луг, 18 VIII 1996, Е. А. Смирнова; там же, болото у оз. Благодатного, 22 VIII 2001.

J. stygius L. Ранее для заповедника не приводился, хотя был показан для районов южнее и севернее заповедника (Новиков, 1985). Собран однажды в урочище «Благодатное», на моховом болоте у озера, 28 VIII 1996, Е. А. Смирнова.

Eleocharis ussuriensis Zinserl. Вид приводился для районов, граничащих с территорией заповедника (Кожевников, 1988). В Гербарии САБЗ хранится несколько образцов, подтверждающих его нахождение на исследуемой территории: урочище «Ясная», болото, 12 VIII 1992, Е. А. Смирнова; урочище «Благодатное», болото, 24 VII 2000.

Carex vorobjevii A. E. Kozhevnikov. На территории заповедника встречается не часто, что подтверждается его малочисленными сборами: среднее течение р. Серебрянка, ручей Зимовейный, пологий северо-западный склон к ручью, белоберезник, 12 VI 1979, И. А. Флягина; урочище «Усть-Серебряный», ручей Третий, постоянная пробная площадь в кедровнике с темнохвойными и дубом, 19 VI 2002. Вид, близкий к *C. lanceolata* Boott. и иногда с ним объединяющийся (Егорова, 1999).

C. lancibracteata A. E. Kozhevnikov. Неоднократно собирался на территории заповедника: пос. Пластун, среднее течение ручья Жадонок, правый водораздел, южный склон, 30 VI 1962, Н. С. Шеметова (VLA); долина р. Серебрянка, тополевник с кедром, 25 VI 1978, И. А. Флягина; урочище «Зимовейный», у дороги, 23 VII 1979, Е. А. Смирнова; урочище «Голубичное», северо-восточная окраина оз. Голубичное, дубняк, 15 VIII 2001, И. А. Нестерова; урочище «Юпитер», кустарниково-травянистые заросли на вырубке, 8 VI 2001. Вид был описан сравнительно недавно (Кожевников, 1987), поэтому все более ранние сборы определялись ошибочно как *C. reventa* V. Krecz.

C. planiculmis Kom. В Гербарии САБЗ хранятся несколько образцов с территории заповедника: ручей Захаровский, чозенник, 10 VII 1979, Е. А. Смирнова; среднее течение р. Серебрянка, ручей Глубокий, влажный белоберезник, 8 VII 1979, Г. Елисеева. В последнее время вид отмечен в урочище «Ясная», долина р. Ясной, смешанный лес, 25 VII 2001. В списке видов флоры САБЗ (Смирнова и др., 2000) не указывается.

C. laxa Wahlenb. Вид, редкий в Приморском крае. Приводился только для юга (Кожевников, 1988). Внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Несколько раз собирался на территории заповедника, но только в урочище «Благодатное»: разнотравно-осоковое болото, 7 VII 1983, Д. Милько; сырой болотистый луг, 32 VII 1984, М. А. Шербова (VLA); ручей Сухой, болото, 15 VI 1990, Е. А. Смирнова; заболоченный луг, 25 VI 1995, Е. А. Смирнова. Обнаруженные популяции требуют особого режима охраны.

C. livida (Wahlenb.) Willd. Вид внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Для Приморья приводился по единственному местонахождению с территории заповедника (Кожевников, 1988), но в списке флоры заповедника отсутствует (Смирнова и др., 2000). Обнаружен образец: урочище «Голубичное», берег оз. Голубичное, 25 VI 1961, Ю. А. Доронина. Нуждается в дальнейшем наблюдении и охране.

C. kirganica Kom. Впервые был собран Н. С. Шеметовой и Н. Н. Малащенко в урочище «Голубичное», разнотравно-злаковый луг, 14 VII 1982 (VLA). В Гербарии САБЗ хранится также сбор Е. А. Смирновой из урочища «Ясная», заболоченный белоберезник с ольхой, 10 VII 1985. Вид приводится впервые для среднего Сихотэ-Алиня.

C. iljinii V. Krecz. Указывался для севера Приморского края (Кожевников, 1988). В заповеднике собран однажды в урочище «Светлая-Снежная», в среднем течении р. Серокаменка, долинный ельник, 17 VI 2003, Е. А. Пименова, С. В. Прокопенко. Здесь, вероятно, проходит южная граница ареала вида на российском Дальнем Востоке.

Poa urssulensis Trin. В Гербарии БПИ (VLA) хранятся образцы с территории заповедника: бассейн р. Серебрянка, водораздел р. Заболоченная и ручья Березовый, производный белоберезник, 16 VI 1979, И. А. Флягина; урочище «Абрек», 2-й ключ по дороге от нижней избы, 20 VII 1979, Н. А. Шаульская (определение Н. С. Пробатовой). Нами собран однажды в урочище «Голубичное», на сухом лугу у южной окраины оз. Голубичное, 14 VII 2001.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории высших растений БПИ ДВО РАН — В. Ю. Баркалову за помощь в определении гербария и ценные советы при подготовке статьи, Т. А. Безделевой за уточнение определения видов рода *Viola*, В. В. Якубову и С. В. Прокопенко за совместные полевые работы, советы и уточнение определения ряда видов. Искренняя признательность сотрудникам Сихотэ-Алинского заповедника И. А. Флягиной и И. А. Нестеровой за предоставленные гербарные материалы, С. Н. Бондарчук, К. С. Подлубной, Г. П. Аверковой за помощь при полевых исследованиях, М. Н. Громыко за полезные советы, замечания и интересную информацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Род рябчик — *Fritillaria* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987а. Т. 2. С. 370—373.

Баркалов В. Ю. Род лук — *Allium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987б. Т. 2. С. 376—393.

Безделева Т. А. Род фиалка — *Viola* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 93—131.

Ворошилов В. Н. Новые таксоны из флоры Дальнего Востока // Бюл. ГБС. 1972. Вып. 83. С. 34—38.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б. Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1990. 186 с.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Иванина Л. И. Род губастик — *Mimulus* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 293—296.

Кожевников А. Е. Новые виды *Carex* L. (Sectio *Digitatae* (Fries) Christ) с советского Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 127—137.

Кожевников А. Е. Сем. Сытевые, осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 175—403.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 476 с.

Луферов А. Н. Род борец — *Aconitum* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 43—68.

Нестерова И. А. О находке водных и прибрежно-водных видов в Сихотэ-Алинском заповеднике // Бот. журн. 1994. № 3. С. 116—117.

Новиков В. С. Род ситник — *Juncus* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 58—78.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток, 2002. 48 с.

Пробатова Н. С. Род шлемник — *Scutellaria* L . // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 303—315.

Скворцов А. К. Род кипрей — *Epilobium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 191—200.

Смирнова Е. А., *Флягина И. А.* К высокогорной флоре среднего Сихотэ-Алиня // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 118—124.

Смирнова Е. А., *Галанин А. В.*, *Крестов П. В.*, *Беликович А. В.*, *Василенко Н. А.* Список сосудистых растений Сихотэ-Алинского заповедника // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток, 2000. С. 296—310.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.; СПб., 1985—1996. Т. 1—8.

Старченко В. М. Род липучка — *Lappula* Fabr. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 268—270.

Флягина И. А. К флоре Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Бюл. ГБС. 1981. Вып. 122. С. 59—62.

Флягина И. А., *Шаульская Н. А.* Дополнения к флоре заповедника // Сохранение флоры и фауны Сихотэ-Алинского биосферного района. Владивосток, 1985. С. 24—32.

Харкевич С. С. Сем. Горечавковые — *Gentianaceae* Dumort. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 253—278.

Цвелёв Н. Н. Род таран — *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 90—101.

Цвелёв Н. Н. Сем. Телиптерисовые — *Thelypteridaceae* Pichi Serm. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 87—92.

Шаульская Н. А. Дополнения к флоре сосудистых растений Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Бюл. ГБС. 1981. Вып. 121. С. 44—46.

Шаульская Н. А., Шеметова Н. С., Малащенко Н. Н. К флоре Сихотэ-Алинского заповедника // Сихотэ-Алинский биосферный район: фоновое состояние природных компонентов. Владивосток, 1987. С. 36—39.

Шеметова Н. С. Флора и растительность Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 5—85.

Якубов В. В., Недолужко В. А., Шанцер И. А., Тихомиров В. Н., Румянцев С. Д. Сем. Розовые — *Rosaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 125—246.

SUMMARY

47 vascular plant species (39 native and 8 alien ones) new to the flora of the Sikhote-Alin Biosphere Reserve are listed. Three species are rare in the Reserve, two of them, *Carex laxa* and *C. livida*, being included in the Red Data Book of RSFSR, and *Veronicastrum cerasifolium* being endemic to the Primorskiy Kray.

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 3

© В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. M. STARCHENKO, G. F. DARMAN. FLORISTIC RECORDS IN THE AMUR RIVER BASIN

Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
675000 Амурская обл., г. Благовещенск, пер. Рёлочный, 1
Поступила 28.04.2004

Приведены данные об 11 видах сосудистых растений. 7 видов впервые отмечены для Амурской обл. в целом, 3 вида — для Нижне-Зейского и 2 вида — для Верхне-Зейского флористических районов.

Ключевые слова: сосудистые растения, Амурская обл., Нижне-Зейский и Верхне-Зейский флористические районы.

Во время полевого сезона 2003 г. в бассейне верхнего и среднего течения р. Амур авторами были сделаны интересные находки 11 видов сосудистых растений, которые легли в основу данной работы. При подготовке статьи были использованы материалы регионального Гербария (VLA), частично — материалы гербария Благовещенского государственного университета (БГПУ). Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). При указании географического распространения приводимых ниже видов использовано флористическое районирование, принятое в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996). При цитировании гербарных образцов указываются только фамилии коллекторов, не являющихся авторами настоящей статьи. Гербарные образцы найденных растений хранятся в Ботаническом саду АмурНЦ ДВО РАН (г. Благовещенск), дубликаты пересланы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Artemisia absinthium L. — Амурская обл., г. Зея, Шиномонтаж. Единично. 20 VII 2003.

Вид с широким ареалом. Приводится для флоры Сибири преимущественно как сорное растение (Флора Сибири, 1997). Впервые найден на территории Амурской обл. и российского Дальнего Востока (РДВ).

Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr. — Амурская обл., Зейский р-н, верхнее течение ручья Горациевский в 8 км к юго-западу от пос. Кировский. Зарастающие старательские отработки. Единично. 20 IX 2003, В. В. Шалыгин.

Вид с широким ареалом, приводимый для Охотского и Амгунского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1991; Шмаков, 1999). Для Верхнее-Зейского флористического района и Амурской обл. в целом достоверно приводится впервые, что связано с малой численностью вида и слабой флористической изученностью северных районов Амурской обл. Близкий вид — *B. robustum* (Rupr.) Underw — указывается для более южных районов Амурской обл. и РДВ (Сосудистые..., 1991; Шмаков, 1999).

Caldesia reniformis (D. Don) Makino. — Амурская обл., Бурейский р-н, окр. дер. Бахирево, старичное озеро в долине Буреи. 22 VIII 2003.

C. reniformis найдена в стадии вегетации, цветы и плоды не обнаружены, видимо, из-за низкого температурного фона лета 2003 г. Амурской обл.

C. reniformis (*C. parnassifolia* s. l.) является очень редким растением с крайне дизъюнктивным ареалом; занесена в Красную книгу Российской Федерации (1988) и многие региональные Красные книги (Старченко и др., 1995; Красная..., 1999). Найденная популяция находится между популяцией в окр. Благовещенска (Старченко, Дарман, 2003) и популяцией в окр. с. Башурово Еврейской автономной области (ЕАО) (Рубцова и др., 2003), что в определенной степени заполняет дизъюнкцию ареала в бассейне Среднего Амура.

Calystegia hederacea Wall. — Амурская обл., Константиновский р-н, окр. с. Золотоножка, обочина брошенного поля. 24 VI 2003; Тамбовский р-н, обочина полей вблизи урочища Бугровое. 26 VII 2002.

Встречается на юге Зейско-Буреинской равнины на нарушенных местообитаниях как сорное растение. Впервые приводится для флоры Амурской обл. и Нижнее-Зейского флористического района. Отмечен для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1989).

Corylus mandshurica Maxim. — Отроги хр. Соктахан, ~9 км к северо-востоку от г. Зеи, вблизи автодороги Зея-Снежнегорск. Правобережье ручья Лунгин, подножие склона, дубово-черноберезовый лес, заросли, 05 VIII 2002, В. В. Шалыгин; там же, 17 VII 2003.

Восточно-азиатский вид на северном пределе распространения. По-видимому, на данном участке представлены сохранившиеся остатки популяции, в значительной степени уничтоженной при образовании Зейского водохранилища. Впервые приводится для Верхнее-Зейского флористического района. Популяция находится в хорошем состоянии, достаточно крупная и многочисленная. Часть растений были в стадии плодоношения. Ранее указывался для Нижнее-Зейского, Бурейского и Уссурийского флористических районов РДВ (Недолужко, 1995; Сосудистые..., 1996).

Ephedra monosperma C. A. Mey. — Амурская обл., Зейский р-н, старица Зеи, левый берег, утес в окр. с. Чалбачи. 18 VII 1999, Т. Мамаева; там же 18 VII 2003.

В Амурской обл. *Ephedra monosperma* была впервые найдена в долине Верхнего Амура; окр. с. Игнашино, окр. с. Калиновка (Старченко, 1995). Популяция на левом берегу старицы Зеи была обнаружена студенткой Т. Мамаевой и определена Н. В. Гриценко (БГПУ). Во время полевого сезона 2003 г. популяция обследована сотрудниками Ботанического сада АмурНЦ ДВО РАН и Главного управления природных ресурсов (ГУПР) по Амурской обл. с целью уточнения современного состояния. Растения произрастали в типичном местообитании на вершине каменистого утеса и находились в стадии плодоношения. Численность популяции уменьшилась по сравнению с 1999 г. до 15—20 экз. Зейская популяция является изолированной и находится ~ в 100—120 км к северо-западу от ближайшего местонахождения вида в окр. с. Калиновски. Дизъюнктивный характер трех известных популяций в Амурской обл. указывает на реликтовость вида и более широкое распространение в прошлом. *E. monosperma* занесена в Красную книгу Амурской обл. (Старченко и др., 1995) под категорией 1 и нуждается в специальных мерах охраны. «Программа развития охраняемых природных территорий в Амурской обл. на 2002—2006 гг.» предусматривает организацию БПП «Эфедра» в местах произрастания вида.

Epilobium maximowiczii Hausskn. — Амурская обл. Бурейский р-н, подножие горы Белой вблизи устья р. Дармакан, берега мелкого водотока. 23 VIII 2003; Архаринский р-н, окр. с. Иннокентьевки, берег оз. Перешеечного. 20 VIII 2003; Благовещенский р-н, урочище Мухинка на правобережье Зеи, отмельный берег мелкой протоки р. Зеи. 19 IX 2000.

Приводится для южных и восточных флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1991). В Гербарии VLA имеется много сборов этого вида из Приморского и Хабаровского краев, причем в Хабаровском крае почти все местонахождения приурочены к долине Амура (Сосудистые..., 1991; Крюкова, 1999). На территории ЕАО не отмечен (Рубцова, 2002). Для Амурской обл. и Нижнее-Зейского флористического района приводится впервые.

Растение собрано в 3 пунктах на территории Амурской обл., в том числе на правобережье Зеи в окр. Благовещенска, что значительно отодвигает границу вида на запад в пределах РДВ. По-видимому, в Амурскую обл. вид заходит из Китая. Вероятно, при определении ранее смешивался с широко распространенным видом — *E. palustre* L.

Ixeridium chinense (Thunb.) Tzvel. — Амурская обл., Зейский р-н, правый берег р. Зеи в 10 км ниже г. Зеи по течению, каменистый утес в устье р. Макчи. 17 VII 2003; Сковородинский р-н, окр. пос. Уруша. 08 VIII 2000, В. М. Старченко.

Преимущественно восточноазиатский вид, приуроченный к долинам рек. Хорошо отличается от широкораспространенного на РДВ *I. graminifolium* (Ledeb.) Tzvel. габитуально, в том числе наличием нескольких стеблевых листьев с широким стеблеобъемлющим основанием. Приводится для Зее-Буреинского флористического района во «Флоре СССР» (1964) и других сводках (Флора..., 1997), но не включен в последнюю сводку во флоре РДВ (Сосудистые..., 1992), по-видимому, из-за отсутствия достоверного флористического материала. Наши сборы подтверждают наличие вида в Даурском и Нижне-Зейском флористических районах.

Panicum bisulcatum Thunb. — Амурская обл., Архаринский р-н, окр. с. Иннокентьевки, берег оз. Перешеечного. 20 VIII 2003.

Растение собрано в естественном местообитании, типичном для вида: на топком берегу старичного озера.

Преимущественно южный вид, распространенный в Южной и Восточной Азии и Австралии. На РДВ отмечен в Южнокурильском, Уссурийском и Буреинском флористических районах (Сосудистые..., 1985; Крюкова, 1999). В Гербарии VLA представлены сборы из Приморского и Хабаровского краев, ближайшее к нам местонахождение — окр. с. Волочаевка (ЕАО). Для Нижне-Зейского флористического района и Амурской обл. приводится впервые.

Scirpus komarovii Roshev. — Амурская обл., Архаринский р-н, окр. с. Иннокентьевки, берег оз. Перешеечного. 20 VIII 2003.

Растение собрано в типичном местообитании — заливаемый отмельный берег старичного озера.

Вид описан Р. Ю. Рожевицем в 1935 г. по сборам В. Л. Комарова 21 VII 1895 из окр. с. Иннокентьевки на Амуре и отмечен для Зее-Буреинского и Уссурийского флористических районов (Флора..., 1935). Позднее В. Н. Ворошилов (1985) указал этот вид для Приморья, Южного и Восточного Амура. В последней по РДВ сводке этот вид приводится только для Амгунского (юг) и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1988), по-видимому, из-за отсутствия фактического материала. В Гербарии VLA сборы вида имеются только из Приморского и Хабаровского краев. М. В. Крюкова (1999) и Т. А. Рубцова (2002) отмечают *S. komarovii* для ЕАО.

В качестве locus classicus вида указывается с. Иннокентьевка Хабаровского края на Нижнем Амуре (Сосудистые..., 1988). Однако изучение маршрутов В. Л. Комарова в 1895 г. (Комаров, 1949 : 87) показывает, что 21 VII 1895 Комаров работал в окр. с. Иннокентьевка восточнее устья р. Буреи, т. е. на территории Амурской обл. Таким образом, можно считать, что приводимые здесь сборы *S. komarovii* сделаны через 108 лет практически в locus classicus вида. Ближайшее местонахождение этого вида — окр. с. Пузино Октябрьского р-на ЕАО (сборы Старченко 01 VIII 2003).

Senecio viscosus L. — Амурская обл., Бурейский р-н, пос. Талакан, район Бурейской ГЭС, скалы над ГЭС. 19 IX 2003. Каменистые выходы вблизи автодороги в районе моста через р. Б. Симичи. 21 IX 2003.

Вид отмечен в окр. пос. Талакан и на сравнительно большом участке вдоль дороги Талакан-Новобурейский. В местах сбора растение встречалось в значительном количестве и занимало как рудеральные местообитания, так и нарушенные каменистые склоны в долине Буреи. Указывается как заносный вид для Уссурийского и Южно-Сахалинского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1992). В Гербарии VLA имеются сборы из Приморского и Хабаровского краев. Для флоры Амурской обл. приводится впервые. Ближайшее известное местонахождение — г. Облучье ЕАО (Рубцова, 2002).

Благодарности

Авторы благодарны В. В. Шалыгину, предоставившему свои сборы и оказавшему активную помощь при работе в Зейском р-не Амурской обл.; Э. В. Бойко за помощь при определении видов *Asteraceae*; заместителю руководителя ГУПР по Амурской обл. А. А. Воропаевой за помощь в организации финансирования; Генеральному директору предприятия ОАО «Амурземпроект» Ю. И. Попову за аренду автомашины повышенной проходимости; заместителю начальника отдела нормирования, анализа состояния окружающей среды и экологического мониторинга ГУПР И. И. Шаповалу за активное личное участие в полевых работах. Полевые работы выполнены при финансовом содействии областного бюджета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Комаров В. Л. Избранные сочинения // Флора Маньчжурии. 4.1. М.; Л., 1949. Т. 3. С. 86—87, 319.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 591 с.

Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 1999. С. 8—190.

Крюкова М. В. Конспект водно-прибрежной флоры Среднеамурской низменности. Препринт. Хабаровск, 1999. 44 с.

Недолужко В. А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 1995. 208 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., СПб., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1996. Т. 6. 428 с. 1996; Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн., 1995. Т. 80. № 6. С. 103—110.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн., 2003. Т. 88. № 9. С. 144—150.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Рубцова Т. А. Флора Малого Хингана. Владивосток, 2002. 194 с.

Рубцова Т. А., Антонова Л. А., Старченко В. М. Новые для флоры Еврейской автономной области виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 123—127.

Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1 (*Lycopodiaceae-Hydrocharitaceae*). 200 с.; 1997. Т. 13 (*Asteraceae*). 472 с.

Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 3. С. 54—55, 579.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 108 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The data on 11 taxa of higher vascular plants from the Amur River basin are given. 7 species were found at the first time in the administrative Amur Region as a whole, 3 species in Nizhne-Zeysky floristic region, 2 species in Verkhne-Zeysky floristic region.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.55 : 581.9 (57)

© Т. В. Рогова, А. А. Савельев, С. С. Мухарамова

ВЕРОЯТНОСТНАЯ МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

T. V. ROGOVA, A. A. SAVELIEV, S. S. MUKHARAMOVA. PROBABILISTIC MODEL OF FORMATION OF THE FLORISTIC COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES

Казанский государственный университет
410008 Казань, ул. Кремлевская, 18
Поступила 10.10.2003
Окончательный вариант получен 25.02.2004

Предложена вероятностная модель формирования флористического состава растительного покрова. На ее основе описаны статистические связи между видами, обусловленные экологическими факторами среды. Показана применимость модели для пула видов на территории Республики Татарстан.

Ключевые слова: флористическое разнообразие, вероятностная модель.

В соответствии с концепцией континуума в условиях гетерогенной абиотической среды отмечается стохастическое распределение видов растений по локальным градиентам факторов согласно их экологическим потребностям (Раменский. 1938; Уиттекер, 1980). В связи с этим относительная детерминированность упаковки видов в сообщества убеждает в возможности и целесообразности выявления специфики и анализа структуры и состава как флоры, так и растительности по совокупности формирующих их видовых популяций.

В зарубежной биогеографической литературе для характеристики флористического состава отдельных участков земной поверхности используется термин «актуальный пул видов — actual species pool» (Abbott, 1977; Abbott, Black , 1980). Согласно теории пула видов, реально наблюдаемое в местообитании флористическое разнообразие, фиксированное в конкретном описании пробной площади, может и должно быть дополнено видами, способными существовать в данных экологических условиях и отмечаемыми на смежных территориях. Воспроизводимая совокупность видов представляет локальный пул видов (Van der Maarel, 1997; Ewald, 2002).

Поскольку даже для одной точки территории списки видов, отмеченных в описаниях разных авторов, либо сделанных в разное время, обычно различаются, эти описания можно рассматривать как выборку из генеральной совокупности всех возможных сочетаний видов локального актуального пула, распределение вероятностей которой определено сочетанием экологических факторов в данной точке.

Таким образом, важной является задача оценки видового состава актуального пула по отдельным описаниям. Учитывая, что для каждой точки территории имеются обычно лишь одиночные описания, сделать это можно лишь используя информацию о структуре регионального пула видов, содержащуюся во всей совокупности описаний для данной территории.

Основной целью данной работы является разработка вероятностной модели формирования флористического состава растительного покрова и описание на ее основе статистической связи между видами, обусловленной экологическими факторами среды на данном участке территории, что позволяет оценивать актуальный пул видов по отдельным флористическим описаниям. При решении поставленной задачи были использованы сведения о распространении видов сосудистых растений, полученные при полевом обследовании территории Республики Татарстан. Всего в базе данных «Флора» содержится более 3000 описаний.

Построение вероятностной модели в рамках гипотезы индивидуальности

Общепринятым путем анализа и моделирования состава и структуры растительного покрова является исследование связи видов или единиц растительности с экологическими факторами среды на изучаемой территории.

Однако такой подход обычно затруднен в силу следующих очевидных причин. Для надежного выявления и численного описания зависимостей состава растительного покрова от факторов среды необходимо набрать достаточно большой статистический материал, включающий повторные измерения факторов среды для каждого сочетания факторов, и совмещенный с детальным описанием растительности. Кроме чисто технических проблем, которые при этом возникают, следует учитывать и то, что наибольший интерес представляют «чистые» зависимости растительности от факторов среды, не искаженные антропогенным влиянием, что дополнительно осложняет сбор данных. Поэтому желательно извлечь максимум информации из самих данных о растительности, содержащейся в статистических связях между видами.

Одной из парадигм современной экологии является концепция континуума, которая постулирует как непрерывность распространения растительности в пространстве, так и отсутствие четко отделимых друг от друга типов сообществ. Согласно этой концепции и лежащей в ее основе гипотезе экологической индивидуальности видов, присутствие каждого вида в некоторой точке географического пространства (на некоторой площадке) обусловлено, прежде всего, сочетанием факторов среды и в меньшей степени наличием или отсутствием на площадке других видов.

Для описания флористического состава растительного покрова обычно используются флористические списки видов, что является широко распространенным методом в силу его устойчивости к случайным изменениям и отсутствия субъективности, присущей различным формам учета обилия тех или иных видов (Василевич, Устюхина, 1976; Юрцев, Семкин, 1980; Пааль, Семкин, 1983; Малышев, 1975, 1992; Василевич, 1992).

Флористические описания представляют собой вектор размерности m, где m — общее число видов на данной территории, содержащий для каждой площадки 1 для присутствующих видов и 0 — для отсутствующих. Будучи дискретными, они не всегда являются удобным средством для анализа и моделирования флористического состава растительного покрова в силу континуального характера изменения растительности. Для этих целей удобнее использовать вероятностные описания присутствия видов на площадках. В этом случае наблюдаемые флористические списки видов при выполнении гипотезы индивидуальности можно рассматривать как результат независимых случайных процессов, число которых соответствует общему числу видов m. Каждый из этих процессов обусловливает поведение (присутствие/отсутствие) отдельного вида А на площадке и имеет распределение с вероятностью присутствия P (A), зависящей от значений факторов среды на данной площадке. Эта вероятность отлична от нуля для видов из актуального пула, хотя сам вид мог и не попасть в список в силу случайных причин.

Способы получения вероятностного описания флористического состава растительного покрова известны: для анализа и классификации это сглаживание (Beals, 1984), для прогнозного моделирования — логистическая регрессия и другие аналогичные модели, использующие данные о значениях факторов среды на площадках.

Нами предлагается модель вероятностного описания флористического состава растительного покрова, которая при выполнении гипотезы индивидуальности для получения списка вероятностей присутствия каждого вида на площадке не требует данных о факторах среды, а использует только сами флористические списки.

Модель формулируется следующим образом.

Определим $g \in G$ как некоторое значение комплексного фактора среды (сочетание значений всех факторов среды на данной площадке). Вероятность наличия вида А в условиях g обозначим как $P(A|g)$ или $P_g(A)$.

Предположим, что справедлива гипотеза индивидуальности:

1) виды распределены в среде независимо друг от друга, т. е. вероятность присутствия вида на площадке не зависит от присутствия или отсутствия на ней других видов (при этом рассматриваются только парные зависимости между видами, поскольку в статистическом анализе они традиционно предполагаются наиболее значимыми): $P_g(A) = P_g(A|B)$;

2) вероятность наблюдать тот или иной вид на данной площадке зависит только от условий среды g.

Выразим эту вероятность $P(A|g)$ через условные вероятности $P(A|B)$, связывающие присутствие разных видов.

Вероятность совместно наблюдать виды А и В в условиях g при выполнении гипотезы индивидуальности есть

$$P(AB|g) = P(A|g)P(B|g).$$

Отсюда вероятность совместно наблюдать виды А и В при данном распределении условий G по территории с использованием формулы полной вероятности можно записать как

$$P(AB) = \sum_{g_i} P(A|g_i)P(B|g_i)P(g_i).$$

Тогда условная вероятность наблюдать вид А при наличии вида В для всей территории есть

$$P(A|B) = \frac{P(AB)}{P(B)} = \frac{\sum_{g_i} P(A|g_i)P(B|g_i)P(g_i)}{P(B)}.$$

Используя формулу Байеса, перепишем уравнение условной вероятности:

$$P(A|B) = \sum_{g_i} P(A|g_i)P(g_i|B). \qquad (1)$$

Обозначим список видов, присутствующих на некоторой площадке с условиями среды g, как S_g. Тогда вероятность присутствия вида A на площадке можно оценить как

$$P(A|g) \simeq \max_{B \in S_g} P(A|B). \tag{2}$$

Это следует из выражения (1), поскольку условная вероятность P(A|B) для фиксированного A будет максимальна при таком виде B, который является индикаторным видом для оптимальных условий среды вида A. Для такого B вероятность $P(g_i|B)$ будет близка к единице для некоторого i (поскольку сумма этих вероятностей по всем g_i равна единице), причем условия среды g_i почти всегда будут совпадать с условиями среды g анализируемой площадки. Следовательно, в сумме только одно слагаемое при $g_i = g$ будет существенно больше нуля, и сама сумма будет примерно равна P(A|g).

Сами вероятности P (A|B) для каждой пары видов A и B могут быть легко оценены на основе флористических списков с использованием частоты: они вычисляются как отношение числа случаев совместного нахождения видов A и B к числу всех случаев нахождения вида B. Далее, используя формулу (2), можно перейти от флористических списков к вероятностным спискам видов, заменяя отсутствующие в списке виды оценкой вероятности P(A|g) их присутствия.

Заметим, что условные вероятности P(A|B) уже использовались при анализе растительных сообществ (Beals, 1984; McCune, 1994) для сглаживания результатов за счет усреднения условных вероятностей по всем присутствующим видам. Полученные таким способом вероятностные списки применялись и как средство оценки актуального пула видов (Ewald, 2002).

В отличие от нашего подхода подобное оценивание возможно при существовании устойчивых сообществ видов с совпадающими экологическими нишами. Для сравнения подходов нами на каждой площадке, описанной в базе данных «Флора», вычислялись оценки вероятности присутствия вида последовательно для всех видов (как присутствующих, так и отсутствующих на площадке), причем в качестве предикторов использовались все присутствующие на площадке виды, кроме оцениваемого. Для отсутствующих на площадке видов оба метода дают примерно одинаковые и низкие оценки вероятности, в то время как для присутствующих видов оценки вероятности, полученные предлагаемым методом, значительно выше, что свидетельствует о его существенно лучших прогностических свойствах.

Оценка адекватности модели

Проверить адекватность предложенной модели можно проверкой справедливости основного утверждения, т. е. $P_g(A) = P_g(A|B)$. Напрямую это сделать затруднительно, так как надежная оценка этих вероятностей требует многократных повторных наблюдений для всех видов в конкретных условиях среды, и для проверки лучше использовать величины, рассчитываемые по всей совокупности данных.

Поэтому рассмотрим событие, вероятность которого, во-первых, зависит от сделанного предположения, а во-вторых, может быть оценена, причем двумя способами. Первая оценка делается расчетами на основе гипотезы индивидуальности, вторая — напрямую по фактическим данным. Адекватность модели проверяется путем сравнения этих двух оценок.

Таким событием является присутствие вида A при наличии вида B.

Условная вероятность наблюдать вид А при наличии вида В для данного распределения условий среды G по территории и выполнении гипотезы индивидуальности согласно приведенной выше формуле (1) есть $P(A|B) = \sum_g P(A|g)P(g|B)$. Далее будем называть вероятность, оцененную по этой формуле, т. е. косвенно, с использованием данных об условиях среды на площадках, *модельной вероятностью.*

Имея только данные о присутствии/отсутствии видов на площадках, для каждой пары видов А и В можно оценить вероятность $P(A|B)$ напрямую с использованием частоты. Как уже говорилось, она вычисляется как отношение числа случаев совместного нахождения видов А и В к числу всех случаев нахождения вида В. Далее будем называть вероятность, оцененную таким способом, *фактической вероятностью.*

Если предположение о том, что распределение видов зависит только от сочетания факторов среды, верно, т. е. $P_g(A) = P_g(A|B)$, тогда фактическая и модельная вероятности, рассчитанные для одних и тех же видов, будут близки.

Фактические и модельные вероятности были оценены нами на реальных данных, взятых из базы «Флора», которая включает более 3000 флористических описаний площадок, заложенных на территории Республики Татарстан. Минимальное число видов, отмеченное на площадке, — 1 вид. Таких площадок 3, в дальнейшем они были удалены из анализа. Максимальное число видов, отмеченное на площадке, — 126. Всего на площадках было зафиксировано 1115 видов.

Если расчет фактических вероятностей очевиден, то расчет модельных вероятностей требует пояснений.

Оценка модельной вероятности

1. Для оценки модельных вероятностей необходима информация об условиях среды g на площадках. Значения факторов среды для каждой площадки могут быть оценены на основе списка присутствующих на ней видов путем косвенных расчетов, основанных на методе экологических шкал.

С этой целью для 972 видов, зафиксированных в флористических списках, нами были использованы описания преферендумов на базе шкал Цыганова по отношению к 8 факторам среды: температуры, континентальности, криоклиматичности, увлажнения почвы, кислотности почвы, азотообеспеченности почвы, солевого богатства почвы, освещенности (в качестве источника информации об экологических шкалах Цыганова использовался сайт httg://www.jcbi.ru Объединенного центра вычислительной биологии и биоинформатики, созданного на базе Института математических проблем биологии Пущинского научного центра РАН).

Описание преферендума включает балльные оценки крайних значений фактора по шкале Цыганова, в пределах которых встречается вид. Иными словами, для каждого вида определены положение и ширина экологической ниши по отношению к этим 8 факторам. Минимальное число видов на площадке, для которых имеется описание на шкале Цыганова, — 2, максимальное — 122 (на самом деле для каждого фактора эти числа различны, так как у некоторых видов описания преферендумов для отдельных факторов отсутствуют), для подавляющего большинства площадок (более 95 %) доля видов, имеющих описания, превышает 80 %.

Исходя из предположения равновероятности всех значений фактора в указанном для данного вида диапазоне (а иной информации экологические шкалы Цыганова не содержат), можно оценить распределение вероятностей значений факторов на площадке. Обозначим G_{kj} j-е значение k-го фактора среды G в терминах экологической шкалы. Вероятность $P(G_{kj})$ будет равна

$$P(G_{kj}) = \frac{\sum_{i=1}^{n} \frac{I(GL_{ki} \leq G_{kj} \leq GR_{ki})}{m_{ki}}}{n},$$

где GL_{ki}, GR_{ki} — соответственно левая и правая границы экологической ниши i-го вида по отношению к k-му фактору среды G; $I(GL_{ki} \leq G_{kj} \leq GR_{ki})$ — индикаторная функция (она возвращает единицу, если G_{kj} — принадлежит значениям экологической ниши i-го вида, и ноль — если нет); m_{ki} — ширина ниши i-го вида по отношению к k-му фактору среды G (число возможных значений фактора); n — общее число видов на площадке, для которой оценивается распределение вероятностей факторов среды.

Заметим, что функцию $\frac{I(GL_{ki} \leq G_{kj} \leq GR_{ki})}{m_{ki}}$ в этом выражении можно рассматривать как оценку вероятности j-го значения k-го фактора среды G при присутствии на площадке i-го вида.

Эта оценка содержит для каждого значения шкалы ошибку относительно истинного значения, которая может быть как больше, так и меньше нуля. Однако учитывая, что такие ошибки для разных видов независимы, и делая стандартное для статистики предположение о нулевом математическом ожидании ошибки (взаимной компенсации ошибок при суммировании по всем присутствующим на площадке видам), мы можем рассматривать значения $P(G_{kj})$ как несмещенную состоятельную оценку для распределения вероятностей факторов среды на площадке в терминах экологических шкал.

Таким способом, используя флористические списки видов, для каждой площадки было вычислено распределение значений факторов среды в терминах экологических шкал Цыганова.

2. Чтобы далее воспользоваться формулой (1) для вычисления модельной вероятности, необходимы повторные наблюдения для каждого вида и сочетания значений факторов. Однако имеющийся объем наблюдений не обеспечивает выполнение данного требования, поэтому было решено объединить наиболее близкие сочетания факторов среды в классы условий среды. Площадки группируются по сходству распределений факторов в однородные классы. Число классов выбирается таким образом, чтобы число площадок в классе было достаточным для вычисления статистических характеристик присутствия видов.

Выделение классов проводилось иерархическим методом классификации Варда (Murtagh, 1985), в котором разбиение наблюдений производится на основе минимизации внутригрупповых дисперсий, что приводило к наиболее однородным классам. Было выделено 37 классов условий среды g. Данное число является несколько бóльшим, чем это необходимо для естественного разбиения, однако мы стояли перед задачей удовлетворения двух противоречащих друг другу требований к числу классов. С одной стороны, число классов должно быть достаточно большим для представления всего разнообразия континуально изменяющихся факторов среды на территории. С другой стороны, слишком большое число классов не позволит достоверно вычислить статистики. Анализ распределения размеров кластеров показал, что большинство из них содержало более 40 площадок, а виды распределились в основном не менее чем по 3 классам, что, с учетом встречаемости видов, говорит о достаточно детальном и равномерном представлении сочетаний факторов среды.

3. Полученное разбиение на классы условий среды было использовано для оценки вероятностей P(A|g) и P(g|A). Для каждого вида на каждой площадке вычислялась вероятность его присутствия в экологических условиях g, соответствующих данной группе площадок; при этом описывать сами эти условия для решения поставленной задачи не требовалось.

4. Полученные вероятности использовались в соответствии с приведенной формулой (1) для расчета видов модельной условной вероятности для каждой пары видов.

Сравнение модельных и фактических вероятностей

Адекватность предложенной модели имеющимся фактическим данным оценивалась путем вычисления коэффициента корреляции между модельной и фактической вероятностями по всем парам видов. Кроме того, оценивалась применимость данной модели для видов с различной распространенностью. Для этого коэффициент корреляции между модельной и фактической вероятностью был вычислен при различных пороговых значениях встречаемости (табл. 1). Высокие значения коэффициентов корреляции свидетельствуют в пользу адекватности модели.

Для контроля результатов было использовано еще одно разбиение факторов среды на классы, давшее 71 класс. Результаты для этого случая аналогичны предыдущим (случай 37 классов).

ТАБЛИЦА 1

Оценка коэффициента корреляции модельной и фактической вероятностей, в зависимости от встречаемости видов

Число площадок, на которых встречены виды (не менее чем)	37 Классов		71 Класс	
	коэффициент корреляции R	число пар	коэффициент корреляции R	число пар
1 и более	0.69	722436	0.71	657604
2 и более	0.75	663268	0.77	612772
3 и более	0.79	608994	0.80	569140
4 и более	0.82	530016	0.83	501820
7 и более	0.86	444788	0.87	426952
12 и более	0.89	351154	0.90	340690
20 и более	0.91	249072	0.92	244886
33 и более	0.93	165082	0.94	163462
55 и более	0.94	109380	0.95	108986
90 и более	0.95	61750	0.96	61732
150 и более	0.96	30800	0.96	30800
245 и более	0.96	12882	0.97	12882
400 и более	0.97	3306	0.97	3306
550 и более	0.95	870	0.95	870
660 и более	0.92	420	0.92	420
810 и более	0.89	110	0.89	110

Рост коэффициента корреляции с увеличением встречаемости видов, скорее всего, обусловлен следующим. Виды, встретившиеся всего несколько раз, не позволяют статистически значимо оценить их зависимость от условий среды; кроме того, их появление могло быть обусловлено специфическими факторами, не описанными шкалами Цыганова. Фактически совпадающие значения коэффициентов корреляции при резком увеличении (почти в 2 раза) числа кластеров для факторов среды свидетельствуют об устойчивом вычислении вероятностей и отсутствии артефактов, связанных с размером кластеров.

Более детальное сравнение значений модельных и фактических вероятностей показывает некоторую смещенность полученных модельных вероятностей в сторону меньших значений (рис. 1). Эта смещенность также наглядно представлена на рис. 2, где сопоставлены фактические и модельные вероятности P(A|B). Для наглядности вычисленные вероятности были сгруппированы таким образом, чтобы вид A принадлежал только одной эколого-ценотической группе, а вид B тоже одной группе, при этом не обязательно совпадающий с группой вида A. Всего было получено 484 усредненных значений вероятностей для 22 эколого-ценотических групп видов. Эти значения приведены для всех эколого-ценотических групп вида A при двух фиксированных эколого-ценотических группах вида B — бореальной и луговой (рис. 2).

Наличие смещенности можно объяснить следующими причинами. Использование для оценки экологических факторов усредненных значений экологических шкал и объединение близких по этим факторам площадок в кластеры неизбежно приводят к тому, что в кластере, используемом для вычисления P(A|g), присутствуют площадки, экологические условия на которых неоптимальны или близки к неоптимальным для этого вида. В результате полученные значения модельной вероятности P(A|g) будут несколько ниже, чем они должны быть на самом деле, что приведет к систематическому смещению модельной вероятности в сторону меньших значений при сохранении линейной зависимости между модельной и фактической вероятностями.

То, что при обеспечении достаточно устойчивых оценок вероятностей (за счет использования обильно представленных видов) зависимость между фактической и модельной вероятностями становится линейной с близким к единице коэффициентом регрессии, говорит о том, что в наших условиях нет оснований отвергать гипо-

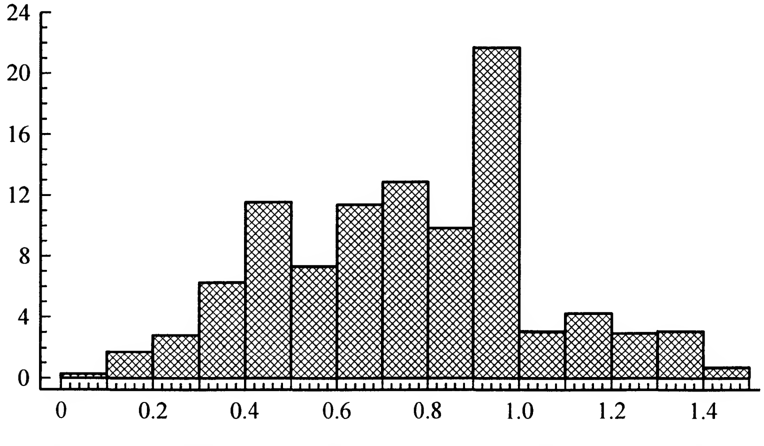


Рис. 1. Гистограмма отношения модельной вероятности к фактической.

По горизонтали — отношение вероятностей, по вертикали — доля пар видов.

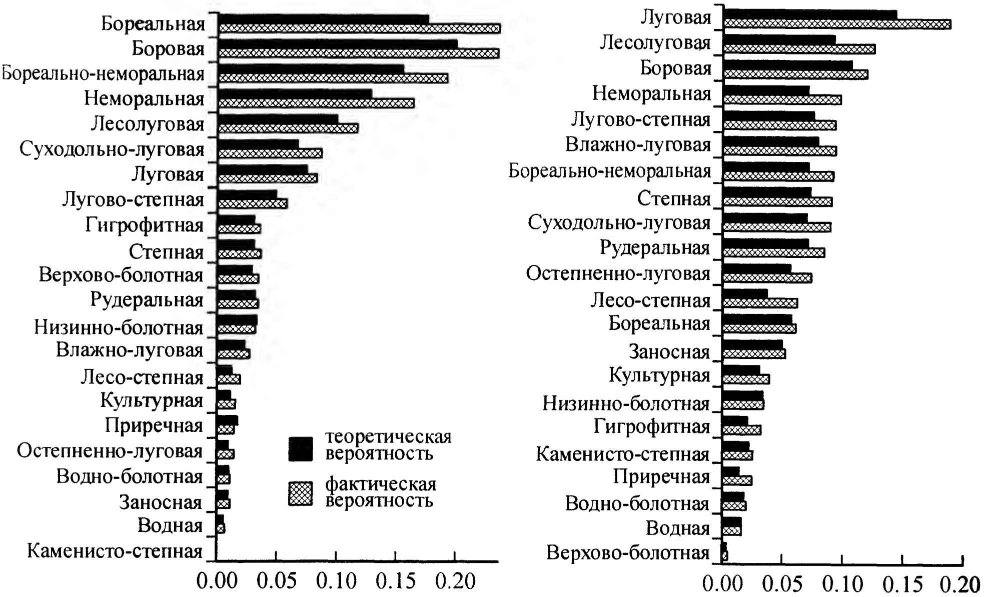


Рис. 2. Средние условные вероятности по эколого-ценотическим группам от бореальных (слева) и луговых (справа) видов-предикторов.

тезу индивидуальности, и, следовательно, подтверждает адекватность предлагаемой модели формирования флористического состава растительного покрова.

Отметим, что при использовании классов условий среды равенство $P_g(A) = P_g(A|B)$ может выполняться и вне гипотезы индивидуальности за счет того, что условия среды определяют присутствие устойчивого сообщества, а не отдельного вида. Однако при большом числе классов это будет означать, что все сообщества составляют виды с одинаковыми (с точностью до построенных классов условий среды) экологическими нишами, что в наших условиях представляется малореальным.

Применение вероятностной модели

Предлагаемая модель позволяет за счет использования статистических суррогатов (вероятностных списков видов), аппроксимирующих континуальное распределение растительности на территории, сделать более надежным анализ состава и структуры растительного покрова и упростить моделирование пространственного распределения видов либо единиц растительности.

При анализе состава и структуры растительного покрова с использованием методов ординации и классификации на основе флористических списков видов одну из основных трудностей представляет так называемая «проблема двойных нулей». Как известно, она состоит в том, что, не имея дополнительной информации, мы не можем установить, чем вызвано отсутствие данного вида на данной площадке: неблагоприятными условиями среды, в которых произрастание данного вида невозможно, либо случайными факторами при благоприятных условиях. Отсутствие такой информации не позволяет полно оценить сходство видового состава растительности на разных площадках, и существенно искажает результаты анализа.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение качества ординации видов

	Общая сумма собственных чисел	Процент объясненной вариации данных на 4 первых осях
Флористические списки	30.117	7.0
Вероятностные списки	1.113	32.8

Переход в рамках нашей модели от флористических списков видов к векторам соответствующих им вероятностей решает эту проблему за счет восполнения данных об отсутствующих на площадках видах вероятностями их присутствия. Нами была проведена ординация видов, представленных в базе данных «Флора», с помощью метода анализа соответствий (Legendre, Legendre, 1998) как по флористическим спискам, так и по вероятностным. Сравнение полученных результатов показало, что проведение ординации с использованием вероятностных списков позволяет значительно снизить общую вариацию данных и получить лучшую интерпретацию результатов за счет меньшего числа ординационных осей, необходимых для представления вариабельности данных (табл. 2).

Еще одним следствием применения предлагаемой модели может быть уменьшение объема вычислений и увеличение их надежности при построении прогнозных моделей пространственной структуры растительного покрова на основе известных факторов среды. Для этого необходимо выделить виды, которые являются наилучшими предикторами (в смысле точной оценки условной вероятности присутствия других видов на данной площадке) и достаточно широко представлены на изучаемой территории. После чего одним из традиционных методов (например, с помощью логистической регрессии или метода экологических оболочек) для выбранных видов получаем модель отклика, используемую для прогноза вероятности присутствия в каждой точке географического пространства выбранных видов. Для остальных видов вероятность присутствия оценивается на основе предлагаемой модели.

Выводы

1. Предлагаемая вероятностная модель формирования флористического состава растительного покрова в целом адекватна имеющимся данным о растительном покрове Республики Татарстан.

2. Переход от списков видов отдельных описаний к вероятностным спискам позволяет более полно использовать информацию о флористическом составе в задачах анализа и моделирования растительного покрова, например, для оценки пула видов при изучении биоразнообразия конкретных территорий.

3. Вероятностные списки дают инструмент для описания континуального изменения состава растительности и могут быть использованы как основа для построения пространственных моделей растительного покрова.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03—4-96235).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 34—41.

Василевич В. И., *Устюхина Н А.* Опыт использования отрицательных значений покрытий видов для оценки сходства сообществ // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 48—52.

Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537—1550.

Малышев Л. И. Биологическое разнообразие в пространственной перспективе // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 41—52.

Пааль Я. Л., *Семкин Б. И.* Анализ растительности средней тайги при помощи мер включения в сходства // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1341—1350.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель // М., 1938. 620 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы // М., 1980. 327 с.

Юрцев Б. А., *Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Abbott I. Species richness, turnover and equilibrium in insular floras near Perth, Western Australia / Austr. J. Ecology. 1977. N 1. P. 275—280.

Abbott I., *Black R.* Changes in species composition of floras on islets near Perth, Western Australia / J. Biogeogr. 1980. N 7. P. 399—410.

Beals E. W. Bray-Curtis-ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data / Adv. Ecol. Res. 1984. Vol. 14. P. 1—55.

Ewald J. A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices / J. Veg. Sci. 2002. Vol. 13. N 2. P. 191—198.

Maarel Van der E. Biodiversity: from babel to biosphere management. Opulus Press. Uppsala, 1997. 60 p.

Legendre P., *Legendre L.* Numerical ecology. Second English edition. Developments in environment modeling 20. Elsevier Science B. V., Amsterdam, 1998. 853 p.

McCune B. Improving community analysis with the Beals smoothing function // Ecoscience. 1994. Vol. 1. P. 82—86.

Murtagh F. «Multidimensional clustering algorythms», in COMPSTAT lectures 4. Wuerzburg: Physica-Verlag. 1985.

SUMMARY

With an idea, that species are ecological individualities associated in communities by environment ecological conditions, taken as a theoretical background, the continuum concept was used in the work. Analysis and modelling of spatial vegetation structure and distribution are conducted on the base of the probabilistic model of ecological factors and species relationships. The model was tested using information about vascular plants distribution and actual species pool in the Republic of Tatarstan.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 631.61 : 631.445.53

© М. Д. Константинов

ПАМЯТИ ИВАНА ВАСИЛЬЕВИЧА ЛАРИНА

M. D. KONSTANTINOV. IN MEMORIAM OF IVAN VASILIEVICH LARIN

ГПУ СибНИИ кормов
Новосибирск
Поступила 06.07.2004

В июне 2004 г. исполнилось 115 лет со дня рождения выдающегося ученого нашей страны доктора сельскохозяйственных наук, профессора, Героя Социалистического Труда, академика ВАСХНИЛ Ивана Васильевича Ларина.

И. В. Ларин родился 10 июня 1889 г. в с. Яшуссе Саратовской обл. в семье крестьянина. Будучи учеником Уральского ремесленного училища, он активно включился в революционную работу. За это в 1908 г. он был осужден Казанским военно-окружным судом на 5 лет и 4 месяца каторжной тюрьмы, а за сокрытие революционных дел в 1912 г. был снова осужден по совокупности на 6 лет каторжных работ.

Будучи в тюрьме, И. В. усиленно занимался самообразованием, изучая немецкий, латинский языки и эсперанто. В то же время он много времени уделял сбору, изучению и гербаризации флоры сначала в окрестностях с. Тутуры, а затем в горах северной части Байкала.

В феврале 1917 г. И. В. Ларин вернулся из ссылки. Он был комиссаром Дергачевской волости Новоузенского р-на Самарской губернии, делегатом Всероссийского крестьянского съезда в Петрограде и членом его комитета. В 1918 г. И. В. стал работать в г. Уральске в губернском статистическом управлении. В 1919 г., когда белые блокировали город, добровольно вступил в ряды Красной Армии сначала рядовым, а затем заведующим медико-санитарной частью Уральского гарнизона Красной Армии. После демобилизации в 1919 г. работал на различных руководящих должностях в Уральском губернском земельном отделе.

И. В. руководил многими научными экспедициями по изучению флоры сухих степей, пустынь и полупустынь Казахстана, Азово-Черноморского края, Западной Сибири. Был научным консультантом в секторе кормовых растений Ботанического института АН СССР. В 1929 г. И. В. был избран заведующим кафедрой кормопроизводства Омского сельскохозяйственного института, а в 1930 г. в этом же институте профессором по кормопроизводству. В 1935 г. по совокупности научных трудов ему присуждена ученая степень доктора сельскохозяйственных наук. Несколько лет И. В. работал заведующим отделом лугов и пастбищ ВНИИ кормов, и. о. директора и заведующим агрономическим отделом Пушкинского и Алтайского сельскохозяйственных институтов. Он возглавлял работу по изучению флоры Волго-Уральского междуречья. И. В. Ларин был награжден серебряной медалью ВДНХ. В 1947 г. ему было присвоено почетное звание заслуженного деятеля науки и лауреата Государственной премии, а в 1966 г. звание Героя Социалистического Труда. В 1956 г. И. В. был избран действительным членом Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук (ВАСХНИЛ). В 1960 г. в Англии на VIII Международном конгрессе луговодов И. В. Ларин был избран почетным доктором наук Редингского университета. В 1964 г. он стал почетным членом Всесоюзного ботанического общества и членом его совета. В это же время академик И. В. Ларин являлся профессором-консультантом кафедры луговодства Ленинградского сельскохозяйственного института. В 1966 г. И. В. Ларин был избран почетным членом Польского общества мелиораторов и луговодов.

Вся сознательная жизнь И. В. Ларина посвящена растениям природных кормовых угодий и их рациональному использованию. Им обобщен обширный научно-исследовательский материал по эффективности поверхностного улучшения природных угодий путем боронования. Был сделан точный вывод, что боронование эффективно только на пойменных лугах для уничтожения наилка. С целью рационального использования им и его сотрудниками разработаны схемы сенокосно-пастбищных оборотов, позволяющие повысить эффективность и емкость пастбищ на 25—50 %.

В 1937 г. вместе с коллективом авторов им была издана монография (объемом 944 с.) «Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ СССР» (половина ее написана И. В. Лариным). В период с 1957 по 1963 г. им (с коллективом авторов) опубликовано еще 2 тома монографии по описанию кормовых растений сенокосов и пастбищ СССР. Этот неоценимый труд — настольная книга для луговодов. Не случайно И. В. Ларина называют главой луговодов СССР. Подобных работ нет ни в одной стране мира. Кроме того, им подготовлен учебник «Луговодство и пастбищное хозяйство», который выдержал несколько изданий и до сих пор считается одним из основных источников знаний для специалистов по луговодству и студентов вузов.

И. В. Лариным опубликовано 335 научных трудов, подготовлены 55 кандидатов и 7 докторов сельскохозяйственных наук. И. В. был принципиальным, высоконравственным ученым и очень доброжелательным человеком. Автору пришлось близко с ним познакомиться еще в 1959 г. на Первом Международном координационном совещании по проблеме мелиорации солонцов. Хочется вспомнить об эпизоде, характеризующем этого замечательного человека и крупнейшего ученого. В 1964 г. И. В. Ларин был моим официальным оппонентом. Накануне защиты И. В. Ларин упал и повредил ребро. Его поместили в госпиталь. Будучи в госпитале, он пригласил еще одного официального оппонента по моей диссертации — профессора Суворова. И. В. сбежал (в полном смысле этого слова) из госпиталя (за ним была закреплена автомашина) и присутствовал на защите, а после защиты пригласил к себе. Светлая память о крупнейшем ученом-луговоде И. В. Ларине навсегда сохранится в наших сердцах.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© **Е. Н. Джиноридзе,**[1] **Н. И. Стрельникова**[2]

ПАМЯТИ РИММЫ НИКОЛАЕВНЫ ДЖИНОРИДЗЕ (1936—2003)

E. N. DJINORIDZE, N. I. STRELNIKOVA. RIMMA NIKOLAEVNA DJINORIDZE (1936—2003): IN MEMORIAM

[1] НИИ географии СПбГУ
С.-Петербург, Средний пр. ВО, 41
[2] Санкт-Петербургский государственный университет, каф. ботаники
Поступила 05.07.2004

После продолжительной болезни 13 августа 2003 г. скончалась кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории эволюции природной среды Научно-исследовательского института географии Санкт-Петербургского государственного университета Джиноридзе Римма Николаевна — один из ведущих диатомологов России.

Р. Н. Джиноридзе родилась 16 июля 1936 г. в г. Ленинграде. В 1954 г. окончила среднюю школу с серебряной медалью и в том же году поступила на биолого-почвенный факультет ЛГУ. По окончании университета в 1959 г. она была принята в НИИ географии на должность младшего научного сотрудника, где проработала до 2000 г. В 1971 г. Римма Николаевна успешно защитила кандидатскую диссертацию по теме «Диатомовые водоросли из донных осадков Белого моря в связи с его историей в голоцене». В 1982 г. она избирается на должность старшего научного сотрудника.

Основными научными интересами Р. Н. были изучение методом диатомового анализа озерных, морских и океанических отложений для палеогеографических и палеоэкологических реконструкций, проблемы биостратиграфии от миоцена до голоцена включительно. В ее трудах освещаются вопросы систематики и истории формирования диатомовой флоры. Она автор более 80 научных работ, в том числе коллективных монографий — «Диатомовые водоросли СССР» и «История микропланктона Норвежского моря». Ее работы известны как в России, так и за рубежом.

С 1988 по 1992 г. Р. Н. Джиноридзе вела исследования по истории и палеоэкологии водных систем Северо-Запада за последние 5—10 тыс. лет. В результате проведенных работ получены принципиально новые данные по истории крупных бассейнов, таких как Баренцево море, Ладожское оз. и Финский залив. За это время она принимала участие в 5 всесоюзных совещаниях 4 международных конференциях (в Финляндии, Швеции, ФРГ). Она была членом подкомиссии по диатомеям и силикофлягеллятам Проблемного совета «Пути и закономерности развития органического мира» при президиуме РАН. Римма Николаевна участвовала в учебном процессе факультета географии и геоэкологии, читала лекции по диатомо-

вому анализу. Она активно участвовала в общественной жизни факультета, неоднократно избиралась членом Местного комитета ЛГУ. Римма Николаевна похоронена на Смоленском кладбище.

Список научных работ Р. Н. Джиноридзе

1963. Поздне- и послеледниковая история развития района Ленинграда // Междунар. ежегодник «Балтика». Вильнюс. С. 150—173. (Совместно с Т. В. Усиковой и Г. И. Клейменовой).

1965. Данные споро-пыльцевого и диатомового анализов об отложениях аллередского времени Ленинградской области // Междунар. ежегодник «Балтика». Вильнюс. С. 125—137. (Совместно с Г. И. Клейменовой).

Материалы к палеоботанической характеристике поздне- и послеледниковых отложений Лахтинской котловины // Проблемы палеогеографии. Изд-во ЛГУ. С. 193—213. (Совместно с Г. И. Клейменовой).

1967. Диатомовые водоросли озерных отложений Карельского перешейка: Тез. докл. на II симп. по истории озер Северо-Запада. Минск. С. 28—29. (Совместно с Е. М. Вишневской).

Диатомовый и споро-пыльцевой анализы донных отложений Гданьской впадины Балтийского моря // ДАН СССР, 177. № 6. С. 1415—1418. (Совместно с Н. Н. Давыдовой, Д. Д. Квасовым, Г. Масицка, Е. А. Спиридоновой).

К вопросу о позднеледниковой истории Балтики в районе Ленинграда // Междунар. ежегодник «Балтика». Вильнюс. Т. 3. С. 43—57. (Совместно с Т. В. Усиковой и Г. И. Клейменовой).

Новые данные по истории древней Вентспилсской лагуны // История озер Северо-Запада. Л. С. 51—57. (Совместно с Г. И. Клейменовой и В. И. Сергановым).

Особенности применения палеонтологических методов при разработке стратиграфии четвертичных отложений Северо-запада европейской части СССР (диатомовый анализ) // Геология четвертичных отложений Северо-Запада европейской части СССР. Гостехиздат.

Сводный отчет по материалам инженерно-геологической съемки масштаба 1 : 10 000, выполненной на территории Ленинграда и ближайших окрестностей. Глава биостратиграфия. Фонды Северо-Западного геологического управления.

1968. Материалы к изучению диатомей в донных осадках Белого моря // Матер. симпоз. «Кайнозойская история Полярного бассейна». Л. С. 51—52.

Стратиграфия осадков Гданьской бухты в свете новых данных // Pzzlag geofizyczhy, rocnik XIII zeszyt 4. Warohand. С. 399—404. (Совместно с Н. Н. Давыдовой и др.).

Четвертичная диатомовая флора Ленинградской области // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М. С. 93—97. (Совместно с Е. М. Вишневской и Н. А. Купцовой).

1969. К истории древней Вентспилской лагуны // История озер Северо-Запада, Л. (Совместно с Г. И. Клейменовой).

1970. Материалы к изучению диатомей в озерных отложениях Карельского перешейка на примере озер Глухое, Красное, Вуокса: Тез. докл. на науч. конф.: Природа и хозяйственное использование озер Псковской области. Псков. (Совместно с Е. М. Вишневской).

Новые данные по стратиграфии донных осадков южной Балтики // Междунар. ежегодник «Балтика». Вильнюс. Т. 4. С. 33—47. (Совместно с Н. Н. Давыдовой и Д. Д. Квасовым).

О строении и стратиграфическом расчленении донных отложений Белого моря // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л. (Совместно с Е. Н. Невским и др.).

1971. Диатомовые водоросли в донных осадках Белого моря в связи с его историей в голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 23 с.

1972. Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных осадков Белого моря // ДАН СССР. Т. 204. № 1. С. 207—209.

Изменение ареалов некоторых характерных диатомовых водорослей в голоцене // Вестн. ЛГУ. № 12. С. 132—138.

Результаты применения метода диатомового анализа для донных осадков Белого моря: Тез. докл. на совещ. «Вопросы геоморфологии Севера европейской части СССР». Петрозаводск. С. 26—28.

1974. Диатомеи позднего плейстоцена и голоцена // Диатомовые водоросли СССР. Л. (Совместно с Е. М. Вишневской и Н. А. Купцовой).

1975. Диатомеи и радиолярии из эоцен-четвертичных отложений Норвежского моря. Отчет. Фонд ВНИГРИ. 200 с. (Совместно с Г. Э. Козловой).

1976. Опытно-производственные геологические работы в среднем и крупном масштабе с целью разработки методики геологической съемки и поисков полезных ископаемых на шельфе северо-западных морей СССР. Фонды ВСЕГЕИ. Рег. № 51. 170 с. (Совместно с М. А. Спиридоновой и А. А. Рыбалко).

1977. Диатомеи поздне- и послеледниковых отложений озер Глухое, Вуокса, Лопата // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Севера европейской части СССР. Петрозаводск. С. 103—107. (Совместно с Е. М. Вишневской).

Палеогляциологические исследования на высокогорном Кавказе // Матер. гляциологич. исслед. М. С. 221—232. (Совместно с Е. С. Малясовой и Л. Р. Серебряным).

Разработка методики геологической съемки в среднем масштабе на основе геологических наблюдений. Фонды ВСЕГЕИ. Рег. № 623. 300 с. (Совместно с А. А. Рыбалко и М. А. Спиридоновым).

Условия образования и возраст диатомитов месторождения Травяное // Природа и хозяйство Севера. Петрозаводск. Вып. 6. С. 45—58. (Совместно с Е. С. Малясовой).

1978. Диатомеи донных осадков Баренцева моря // Морская микропалеонтология. М. С. 41—45.

Комплексы диатомей из осадков Северной Атлантики // Морская микропалеонтология. М. С. 29—40. (Совместно с Г. С. Голиковой).

1979. История микропланктона Норвежского моря. М. С. 1—191. (Совместно с А. П. Жузе и М. Г. Петрушевской).

Стратиграфия позднечетвертичных отложений Белого моря // Поздне- и послеледниковая история седиментации окраинных морей. М. С. 34—40. (Совместно с Л. В. Калугиной и Е. А. Киргиню).

Diatom and radiolarin stratigraphy. Norvegian basin. DSDP. Leg 38. In: Talwani M., Udintsev G. et al. Initial Reports of Deep Sea Drilling Project, vol. 38, part. 2. Washington. P. 289—427. (Совместно с A. P. Jousé and N. I. Strelnikova).

1980. Металлоносные осадки Исландского плато, Северная Атлантика // Геохимия. № 10. С. 1528—1541. (Совместно с И. Б.Варенцовым и Г. Ю. Удинцевым).

1981. Диатомовые водоросли осадков Айс-фиорда. Архипелаг Шпицберген // Систематика, эволюция, экология водорослей и их геологическое значение: Тез. докл. Киев. С. 113—114.

Комплексы диатомей в поверхностном слое осадков Балтийского моря // Палинология плейстоцена и голоцена. Изд-во ЛГУ. С. 134—149. (Совместно с Е. М. Вишневской).

Материалы к изучению диатомей в позднеплейстоценовых и голоценовых осадках Норвежского моря // Палинология плейстоцена и голоцена. Изд-во ЛГУ. С. 159—165. (Совместно с Г. С. Голиковой и Г. А. Нагаевой).

Стратотип позднечетвертичных и голоценовых отложений Соловецкого шельфа // Палинология плейстоцена и голоцена. Изд-во ЛГУ. С. 116—134. (Совместно с А. Е. Рыбалко и М. А. Спиридоновым).

1982. Биостратиграфия отложений кайнозоя Норвежского моря по диатомеям, радиоляриям и силикофлягеллятам // Геология дна мирового океана. М. С. 51—66. (Совместно с А. П. Жузе и др.).

К биостратиграфии плейстоценовых осадков Северной Атлантики // Геология дна мирового океана. М. С. 43—51. (Совместно с Г. С. Голиковой).

Радиолярии и диатомеи как палеоэкологические индикаторы: Матер. школы по морской геологии в Геленджике. С. 71—72. (Совместно с М. Г. Петрушевской).

1983. Развитие диатомей и радиолярий в высоких широтах южного полушария в неогене // Антарктика. М. № 22. С. 144—154. (Совместно с М. Г. Петрушевской).

1984. Результаты исследований диатомовых водорослей в осадках голоцена Белого, Баренцева и Балтийского морей: Тез. совещ. «Стратиграфия и литология мезозойско-кайнозойского чехла Мирового океана». М. С. 107—109.

1985. Микропалеонтологическое и радиологическое обоснование возраста четвертичных образований европейской части СССР. Фонды НИИГ. Рег. № 81019473. С. 1—190. (Совместно с Н. А. Гей и Е. А. Спиридоновой).

1986. Биостратиграфия неогеновых отложений Антарктики по диатомеям и радиоляриям: Тез. докл. X микропалеонтологического съезда. С. 51—53. (Совместно с М. Г. Петрушевской).

Диатомовые водоросли из осадков восточной части Финского залива // Вест. ЛГУ. Сер. 7. Вып. 3. С. 118—123.

Комплексы диатомовых водорослей из осадков Айс-форда. Шпицберген // Вест. ЛГУ. Сер. 7. Вып. 1. С. 116—121.

Особенности состава диатомовых комплексов позднечетвертичных осадков Баренцева моря: Тез. докл. «Биостратиграфическая и палеогеографическая значимость диатомовых водорослей». Науч.-практич. конф. Владивосток. С. 28—29.

Сравнение некоторых ботанических методов реконструкции палеоклиматов на примере озер голоценовых отложений: Тез. докл. Междунар. симпоз. «Методы исслед. озерных отложений в палеоэкологических и палеоклиматических аспектах». Вильнюс. С. 41—42. (Совместно с Г. М. Левковской и др.).

Этапы повышения—понижения уровня некоторых озер Северо-Запада европейской части СССР по палеоботаническим данным: Матер. науч. Седьмого Всесоюз. симпоз. по истории озер. Л. С. 54—55. (Совместно с Н. А. Гей).

1988. Проблемы изучения диатомовых водорослей в осадках голоцена Баренцева моря: Тез. Междунар. конф. «Проблемы голоцена». Тбилиси. С. 79.

Семейство *Thalassiosiraceae*. Роды: *Porosira* Jorg, *Bacterosira* Gran, *Detonula* Schutt, *Lauderia* Cl. // Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные. Л. Т. 2. Вып. 1. С. 86—90. (Совместно с И. В. Макаровой).

Стратиграфия позднеплейстоценовых и голоценовых отложений Онежского залива // Вест. ЛГУ. Сер. 7. Вып. 4(28). С. 65—72. (Совместно с Н. А. Гей).

1989. Биостратиграфия шельфа Баренцева и Балтийского морей. Отчет: Опытно-методические работы по совершенствованию методики картирования четвертичных отложений в пределах Баренцева и Балтийского морей. Мингео СССР. Фонды ВСЕГЕИ. Гос. рег. № 1-827-3. Л. 1—20. (Совместно с А. А. Рыбалко и др.).

История развития Финского залива в позднем плейстоцене и голоцене // Палеогеография озерных и морских бассейнов Северо-Запада СССР в плейстоцене. С. 61—70. (Совместно с Н. А. Гей и А. П. Рыбалко).

К палеогеографии голоцена района Ленинграда // Вест. ЛГУ. Сер. 7. Вып. 1(77). С. 92—98. (Совместно с Х. А. Арслановым, Н. А. Гей, Д. Б. Малаховским).

Новые данные о возрасте ладожской трансгрессии: VII симпоз. «История озер». Минск. С. 126—127. (Совместно с Х. А. Арслановым и др.).

О возрасте среднеголоценовых террас Лубанской низины восточной Латвии: Тез. VIII Изотопно-геохимического сов. Прибалтийских республик. Вильнюс, октябрь. С. 26—29. (Совместно с Н. А. Гей и Г. М. Левковской).

Палеоэкология Белого моря в позднечетвертичное время по диатомеям: Тез. докл. 3-го Всесоюз. конф. «Проблемы кайнозойской палеоэкологии и палеогеографии морей Северного Ледовитого океана». Мурманск—Апатиты. С. 24—25.

Терригенно-карбонатное осадконакопление в голоцене на Соловецком шельфе: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. «Проблемы кайнозойской палеоэкологии и палеогеографии морей Северного Ледовитого океана». Мурманск—Апатиты. С. 12—13.

1990. Развитие природной среды Ленинградской и Псковской областей. Гл. 3. Палеоэкологические реконструкции природной среды Баренцева моря. Гл. 4. Отчет: Эволюция природных обстановок и геохронология плейстоцена и голоцена Балтийского, Баренцева морей и Северо-Запада европейской части СССР. Фонды НИИГ. 25 с. (Совместно с Н. А. Гей).

Polygonal and radiocarbon dating of Middle Holocene burried terraces of the Lubana lowland. Vth Nordic Conference on the Application of scientific methods in Archoelogy. Stockhol. 40 p. (Совместно с N. A. Gey and G. M. Levkovskaya).

1991. Новые данные о палеогеографии голоцена Балтики // Вест. ЛГУ. Сер. 7. Вып. 2(14). С. 64—73. (Совместно с Н. А. Гей и Д. Б. Малаховским).

Палеоэкология Баренцева моря в голоцене по диатомеям // Стратиграфия отложений и палеоокеанология Мирового океана по ископаемым организмам. М. С. 26—34.

Реконструкция палеотемператур водных масс Норвежского моря в позднечетвертичное время по диатомеям // IV Всесоюз. конф. «Проблемы палеоэкологии и эволюции экосистем морей Арктики в верхнем кайнозое»: Тез. докл. Апрель. С. 29—31.

Diatom biostratigraphy and paleoecology of the Finnish Gulf in the Holocene: Thesies of reports. Second Marine Geological Conference. The Baltic. Rostok—Warnemude. P. 14—15.

1993. Новые данные по истории возникновения р. Невы // История Ладожского озера. Изд-во Геогр. об-ва. С. 74—84. (Совместно с Х. А. Арслановым, Н. А. Гей, Д. Б. Малаховским).

Новые данные о голоценовой истории Ладожского озера // История Ладожского озера. Изд-во Геогр. об-ва. С. 61—73. (Совместно с Х. А. Арслановым, Н. А. Гей, Д. Б. Малаховским).

1999. Diatom distribution in surface sediments of the St. Anna Trough (Kara Sea. Arctic // Reports on Polar Research. ^{1}306. Germany. P. 80—94.

Diatoms from surface sediments of the St. Anna Trough (Kara Sea) // Land-Ocean Systems in the Siberian Arctic. Dynamics and History. Springler Verlag Berlin Heidelberg. P. 553—560. (Совместно с E. N. Djinoridze, G. I. Ivanov, R. F. Spielhagen).

Diatom paleogeography of the Holocene in the Barents Sea // Reports on Polar Research. ^{1}306. Germany. P. 46—61. (Совместно с E. N. Djinoridze and G. I. Ivanov).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 (01.034) + 01 : 016 : 58 (0.034.2)

© И. М. Калиниченко,[1] С. Р. Майоров,[1] А. С. Мартынов,[2]
В. С. Новиков,[1] А. В. Щербаков[1]

БИБЛИОГРАФИЧЕСКАЯ БАЗА ДАННЫХ ПО ФЛОРЕ СРЕДНЕЙ РОССИИ В ИНТЕРНЕТЕ

I. M. KALINICHENKO,[1] S. R. MAJOROV,[1] A. S. MARTYNOV,[2] V. S. NOVIKOV,[1]
A. V. SHCHERBAKOV[1]. BIBLIOGRAPHIC DATABASE
ON THE FLORA OF MIDDLE RUSSIA IN THE INTERNET

[1] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра высших растений
119992 (ГСП-2) Москва, Воробьевы горы
Факс (095) 939-18-27
E-mail: kalinichenko@herba.msu.ru
[2] Портал BioDat
E-mail: admin@biodat.ru
Поступила 12.07.2004

Приведена информация о размещенной в Интернете библиографической базе данных BioDat по флоре Средней России и ее дальнейшем развитии.

Ключевые слова: флора, Средняя Россия, библиография, база данных, Интернет.

Библиографическая база данных (БД) BioDat по флоре Средней России создана в 2003 г. на основе двух опубликованных библиографических сводок (Флора..., 1998, 2002). Она содержит около 5000 аннотированных источников информации (как традиционных, печатных, так и электронных), рассматривающих только сосудистые растения начиная с первых публикаций XVIII в. и заканчивая 2002 г. Территориально БД охватывает 22 области и 4 республики, а также Россию в целом, Европейскую и Среднюю Россию. С 2003 г. БД доступна в Интернете по адресу: http://www.biodat.ru/db/intro/biblio.htm. Она позволяет пользователю находить библиографию по выбранному региону (субъекту Российской Федерации, Центрально-Черноземным областям, Средней России, Европейской России и России в целом) или по ключевым словам, которыми могут быть фамилии авторов. Формулировка запроса осуществляется вводом ключевого слова в текстовое окно и/или выбором региона из меню. Ключевых слов можно вводить несколько. Если заданы оба условия (слово и регион), то будет найден список публикаций для выбранного региона, в которых присутствует хотя бы одно из введенных ключевых слов.

Построение базы дает возможность пользователям не только извлекать из нее информацию, но и вносить ее в БД самостоятельно. Для этого имеется специальный сервис, позволяющий пользователям через Интернет дополнять библиографические описания, аннотации и указывать регионы, к которым относятся опубликованные в работе сведения. По мере поступления новых записей от пользователей Интернета они будут тщательно проверяться, в том числе с точки зрения правильности библиографического описания источника и составления его аннотации, чтобы не нарушать общий принцип построения БД — *de visu*.

БД BioDat будет периодически пополняться новыми сведениями на основе продолжающейся работы по сбору библиографической информации по флоре Средней России для подготовки второго выпуска дополнений к основной библиографической сводке, опубликованной в 1998 г.

Главной целью BioDat является создание системы совместной работы партнеров, включающей инструменты самостоятельного размещения в Интернете результатов собственных наблюдений, заметок, комментариев, тематических подборок библиографии, сведений о себе и своем опыте. Подобные коллективно созданные научные ресурсы обеспечивают взаимную поддержку общих и индивидуальных усилий специалистов из разных регионов страны. Благодаря сервисам BioDat, к числу которых относятся базы библиографической информации (о флоре, лесах, по заповедникам и др.), строится система добровольного партнерства в обмене и обеспечении информацией.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49816).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

База BioDat [Электронный ресурс]. Флора Средней России: Аннот. библиогр. / В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, С. Р. Майоров, А. С. Мартынов, В. С. Новиков, А. В. Щербаков. [2003]. Режим доступа: http://www.biodat.ru/db/intro/biblio.htm.

Флора Средней России: Аннот. библиогр. / В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, Р. А. Лозарь; под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1998. 199 с.

Флора Средней России: Аннот. библиогр. Первое дополнение / И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, А. В. Щербаков. М., 2002. 60 с.

SUMMARY

The paper gives information about the bibliographic database BioDat on the flora of Middle Russia published in the Internet (http://www.biodat.ru/db/intro/biblio.htm) in 2003 and containing about 5000 annotated sources of information. The directions for users are given. The possibilities of further development of the database are discussed.

© Г. Фрайтаг,[1] В. Вухерер[2]

Г. Гинтцбургер, К. Н. Тодерих, Б. К. Мардонов, М. М. Махмудов. 2003. Пастбища аридной и семиаридной зон Узбекистана. ICARDA (Международный центр по изучению сельскохозяйственных земель в засушливых областях). Монпелье (www/cirad.fr.). 432 стр., 550 илл. (цвет.), рис., табл. и карты, 160 × 240 мм, мягкая обложка, ISBN 2-87614-555-3 и 92-9127-137-8, цена 70 Евро (для интересующихся из региона Центральной Азии цена 40 Евро)

G. FREITAG, W. WUCHERER. *GINTZBURGER G., TODERICH K. N., MARDONOV B. K., MAHMUDOV M. M.* RANGELANDS OF THE ARID AND SEMI-ARID ZONES IN UZBEKISTAN. MONTPELLIER, 2003. 432 P.

[1] Университет Кассель, Отдел систематики и морфологии растений, биологический факультет
Кассель, Германия
[2] Университет Билефельд, Отдел экологии растений, биологический факультет
Билефельд, Германия

Поступила 07.07.2004

Эта книга написана хорошо известным французским экспертом по пастбищам в сотрудничестве с группой научных работников отдела экологии пустынь Самаркандского отделения Академии наук Узбекистана и Узбекского института каракулеводства в Самарканде. Предметом книги являются проблемы окружающей среды, жизни растений, пастбищных условий и заповедники Узбекистана. Она затрагивает широкий круг интересов, от ботаников и экологов до специалистов по пастбищам, по менеджменту пастбищ и по охране природы. Книга начинается (10 с.) тремя предисловиями (A. El-Beltagy, T. Sh. Shironov, H. N. Le-Houérou). Первая глава включает характеристику физико-географических условий (66 с.) с акцентом на характеристику климата и основных типов растительности. Вторая глава, наибольшая по объему (188 с.), содержит описания и иллюстрации 150 доминантных, субдоминантных и других важных растений, включая данные по особенностям их экологии, использованию и по важности для восстановления пастбищ. Названия растений расположены в алфавитном порядке, по семействам и родам. Следующая глава (20 с.) представляет общую информацию по экологии, биологии и хозяйственной важности аридных и семиаридных пастбищных растений, а также биологическим и жизненным формам, химическому составу, характеристике семян и экологии прорастания. Далее следует раздел (18 с.) с глубоким анализом системы улучшения и восстановления пастбищ в Узбекистане, содержащий много интересных деталей по использованию пастбищ в советское и настоящее время. Последняя глава по заповедникам Узбекистана (24 с.) дает краткий обзор их состояния (9), национальных парков (2), заказников (9), памятников природы (2) в рамках трех основных типов экосистем — пустыни, речные и прибрежные экосистемы, горы. Заключительный раздел включает карты (9), библиографию (17 с.), словарь узбекских слов (8 с.). Приложение содержит перечень метеорологических станций с климадиаграммами, список пастбищных растений в алфавитном порядке и индекс. Книга качественно напечатана, прекрасно иллюстрирована и аккуратно индексирована. Типографские опечатки встречаются нечасто, но они есть, к примеру, *Torillis* → *Torilis*, *Stretoloma* → *Streptoloma*, *Juniperus serafshanica* → *J. seravschanica*, *Ceratocarpus urticulosus* → *C. utriculosus*, *Ephedra equisetum* → *E. equisetina*, *Aeluropus litoralis*. → *A. littoralis*, aphylous → aphyllous, heuri-thermal → eurythermal.

Книга снабжает полезной информацией всех, кто не имеет доступа к богатой ботанической и экологической литературе, опубликованной на русском языке. Помимо этого книга заслуживает внимания во многих отношениях. В первую очередь это, безусловно, раздел по биоклиматологии, в основе которого лежит большой массив статистических данных. Наиболее впечатляют прекрасные фотографии растений, которые часто даны крупным планом в дополнение к общему снимку. Анализ состояния пастбищ и животноводства рассматривается с двух сторон, с одной — описываются усилия по устойчивому использованию пустынь и полупустынь в советское время и, с другой, — охарактеризовано тревожное состояние пастбищ в постсоветское время. Несомненным преимуществом книги является глава по заповедникам Узбекистана, хотя большая часть наиболее интересных природоохранных территорий в географическом отношении выходит за тематические рамки книги.

Однако, как специалисты по систематике растений и экологии, рецензенты не могут быть удовлетворены большей частью содержания книги, несмотря на ее прекрасное оформление. Бросается в глаза отсутствие тщательности в работе с литературой, в частности непоследовательное использование научных названий растений, а также отсутствие ботанической экспертизы, что заметно по значительному числу ошибок. Эти недочеты огорчают, поскольку предметом большинства разделов является полупустынная флора и книга адресована не только менеджерам по пастбищам, но и экологам и ботаникам.

Одним из недостатков книги является отсутствие унификации в названиях растений. Авторы предпочитают ссылаться на Флору Узбекистана и книгу Черепанова (1981) в качестве источников. Однако, отвлекаясь от факта, что оба источника частично устарели и опубликована новая работа Черепанова (1995), очевидно отсутствие унифицированного подхода в целом. Многие виды называются по-разному не только в разных разделах, но даже в одних и тех же абзацах и предложениях. Вот несколько примеров: *Aristida* — *Stipagrostis*, *Salsola* — *Halothamnus*, *Salsola* — *Climacoptera*, *Salsola rigida* — *S. orientalis*, *Phragmites australis* — *P. communis*, *Haloxylon aphyllum* — *H. ammodendron*, *Eurotia* — *Ceratoides*, *Ceratocarpus arenarius* — *C. utriculosus*, *Agropyron* — *Elytrigia*, *Euphorbia* — *Tithymalus*. Приложение 3 содержит полезную информацию по местным названиям растений и хромосомным числам, но является сплошной путаницей в отношении научных названий растений. Очевидно, авторы использовали синонимы по каждому названию растений по разным флорам. Многие настоящие синонимы, процитированные в Приложении 3, не нужны в популярной книге подобного рода, потому что вышли из употребления. Далее регулярно используются разные сокращения имени одного и того же автора, к примеру CAM, C. A. Mey. и Mey для Carl Anton Meyer. Очевидно, авторы полностью игнорируют современные правила унификации (Brummit, Powell, 1992).

Фактологические ошибки встречаются на многих страницах. Особенно характерны они для описательной части книги, в которой ряд названий растений не соответствует изображениям растений, к примеру *Suaeda salsa* (*S. korshinskii*), *Atriplex heterosperma* (*A. dimorphostegia*), *Halimocnemis villosa* (*H. sclerosperma*, most likely), *Holosteum umbellatum* (*Cerastium* sp.), *Eremurus inderiensis* (*E. korolkowii*). Есть и другие ошибки: *Achillea nobilis* является не весенним однолетником (с. 51), а многолетником; сем. *Chenopodiaceae* с 52 родами и 318 видами в Средней и Центральной Азии не может быть обозначено как «не очень разнообразное» (с. 52) — фактически оно характеризуется экстремально высоким разнообразием в полупустынях Узбекистана и является одним из ведущих семейств в пустыне Кызылкум; *Tamarix* представлен в Узбекистане не деревьями (с. 53), а кустарниками; «значительная конденсационная способность» песчаных почв (с. 55) весьма спорна; понятия «Турано-Кавказский и/или Турано-Европейский биогеографический регион» (с. 56) в настоящее время устарели; *Halocnemum strobilaceum* не встречается в Восточной Азии (с. 143); у *Salsola lanata* не цветки (с. 159), а крылья плода имеют пурпурную окраску, и придатки пыльников длинные, а не короткие; основные местообитания для *Salsola paulsenii* указаны как «солонцированный песок и песчаные глины» (с. 162), но фактически она встречается только на подвижных песках, а *S. tragus* — наиболее обычный вид на других местообитаниях, не указана вообще; *Salsola richteri* не является микрофилльным растением (с. 163) — длина листьев у этого вида составляет 4—8 см; *Carex* не относится к семейству злаков (с. 277); *Poa bulbosa* обладает не колосом (с. 277), а метелкой, и маленькие луковички в соцветии происходят не из семян (с. 290), а являются вегетативными зачатками; проницаемость оболочек семян, разумеется, не возрастает (с. 287), а понижена в результате действия эндогенных химических ингредиентов; рекомендация по нарушению покоя семян путем «вымачивания в кипящей воде» (с. 288) неизбежно ведет к их повреждению; утверждение «морфологически недифференцированный зародыш» (с. 289) ошибочно по отношению к родам *Halothamnus* и *Salsola*, которые обладают дифференцированным зародышем и т. д.

Другие критические замечания относятся к выбору видов. Рецензенты согласны в целом с общей значимостью семейств (*Chenopodiaceae* — 26, *Asteraceae* — 16 sp., *Poaceae* — 14 sp., Fabaceae — 11 sp.) и видовой значимостью отдельных родов (e. g. *Calligonum* — 7 sp.), однако семейство *Lamiaceae* с 2 видами недостаточно репрезентативно (не включены роды *Eremostachys* и *Perovskia*), а наиболее обычный и обладающий высоким видовым разнообразием род *Allium* отсутствует полностью. С другой стороны, возникает вопрос, почему обсуждаются деревья типа *Juniperus turkestanica* (типично горное растение), *Robinia pseudoacacia*, *Morus alba* и *M. nigra*, или единственный бриофит *Tortula desertorum* из *Pottiaceae* выглядит довольно странно между семействами *Polygonaceae* и *Ranunculaceae*. В книге такого типа нельзя ожидать перечисления всех видов. Но поскольку она является своего рода полевым пособием, в ней, как минимум, должны указываться, хотя бы кратко, основные родственные связи видов, что сделано лишь в отдельных случаях.

Несколько других замечаний, к примеру, по использованию литературы, не затрагивающей территории Узбекистана. В принципе, ее можно было бы и не использовать, но поскольку часто даются сноски на флору североафриканских стран, то читателя удивляет, почему же вообще не упоминается флора Ирана. В некоторых местах обсуждается биогеография Средней Азии, но совершенно не упоминаются актуальные публикации Леонарда и Рачковской.

В итоге, несмотря на инновативность, книга не полностью оправдывает ожиданий ботаников и экологов, которые возникают при виде внешнего оформления книги. Второе улучшенное издание книги было бы желательно. Оно было бы еще и полезнее и имело бы больший спрос, если бы включило соседние республики: Туркменистан, Таджикистан (юго-западный) и Казахстан (южный), которые близки по флоре, растительности и климату. К сожалению, рецензенты информированы, что как минимум в ближайшее время новое издание не планируется. Первый автор заверил, однако, что оставшиеся экземпляры книги будут дополнены страницей с указанием опечаток.

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) : 58

© **Ю. В. Гамалей, Т. Г. Маслова, О. Д. Быков**

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ПРОБЛЕМЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ СЕВЕРА» (ПЕТРОЗАВОДСК, КАРЕЛИЯ, 2004)

YU. V. GAMALEY, T. G. MASLOVA, O. D. BYKOV. THE SCIENTIFIC CONFERENCE «PROBLEMS OF PHYSIOLOGY OF THE NORTH PLANTS» (PETROZAVODSK, 15—18 JUNE 2004)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 01.09.2004

С 15 по 18 июня 2004 г. в г. Петрозаводске прошло очередное годичное собрание Российского общества физиологов растений России (РОФР), посвященное проблемам физиологической адаптации растительного покрова к условиям холодного климата. Конференция состояла из 5 заседаний и заключительного круглого стола «Физиология растений и глобальные изменения климата». В конференции приняли участие 150 ученых из ботанических, физиологических, экологических и географических учреждений России (Москвы, Санкт-Петербурга, Петрозаводска, Кировска, Казани, Сыктывкара, Екатеринбурга, Красноярска, Иркутска, Якутска), Белоруссии и Финляндии, сделавшие 52 устных и 38 стендовых докладов. Намерение организаторов посвятить конференцию одной из самых актуальных для отечественной физиологии растений проблеме получило живой отклик научной общественности. Тематика сделанных докладов оказалась даже более разнообразной и теоретически насыщенной, чем предполагалось. Она включила в себя весь спектр вопросов от структуры и таксономического состава флор высоких широт, ожидаемых их реакций на локальные и глобальные изменения климата до клеточных и молекулярных механизмов адаптации растений к экстремальным условиям обитания в природной среде и фитотронных экспериментах.

Многие доклады были нацелены на анализ структурно-функциональной специфики растений арктической флоры, закономерностей ее развития в направлении высоких широт. Президент Карельского научного центра РАН А. Ф. Титов сделал обзор, касающийся истории и результатов исследований по традиционной для карельских физиологов тематике — устойчивости растений к низкотемпературным условиям обитания. Этой же теме был посвящен еще ряд сообщений, сделанных хозяевами конференции (**С. Н. Дроздов, В. К. Курец, Е. Ф. Марковская, М. И. Сысоева**). Санкт-Петербургская школа физиологов, внесшая значительный вклад в развитие физиологических исследований в Арктике, была представлена докладами **Ю. В. Гамалея** «Типы растений северной флоры, их структурная и функциональная специфика», **Т. Г. Масловой** «Особенности пигментного аппарата растений северной флоры», **О. Д. Быкова** и **И. М. Кислюк** «Защитное и повреждающее действие света на фотосинтез при гипертермии». В русле этой же те-

Сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН на Международной конференции «Проблемы физиологии растений Севера».

Слева направо: О. Д. Быков, Т. Б. Батыгина, И. М. Кислюк, Т. Г. Маслова, Н. П. Демченко, Ю. В. Гамалей, Л. С. Буболо.

матики развиваются исследования в ботанических учреждениях Мурманска, Кировска и Сыктывкара, результаты которых были изложены в сообщениях **Н. В. Василевской** и **Е. А. Седовой** («Поливариантность онтогенеза растений высокогорной тундры Кольского полуострова»), **Н. Ю. Шмаковой** («Круговорот углерода в сообществах горной тундры Хибин»), **Е. В. Гармаш** («Морфофизиологические адаптации растений к уровню минерального питания при разном температурном режиме»). Доклады этой направленности показали, что накопление информации по структурным и функциональным особенностям представителей северной флоры достигло того уровня, когда более точная экологическая типология растений становится реальностью, вселяя надежду на возможность дифференцированного подхода при определении реакций растений и флоры в целом на изменения климатических факторов в этой зоне.

Лабораторные исследования в фитокамерах преследуют цель выяснения молекулярных и клеточных механизмов адаптации растений к низкотемпературному, водному, минеральному или комплексному стрессам. Проведенная конференция подтвердила, что экспериментальные исследования такого профиля сконцентрированы в основном в Институте физиологии растений РАН (Москва) и Институте биохимии и биофизики РАН (Казань). Они чрезвычайно важны для выяснения фундаментальных основ природных физиологических процессов, наблюдаемых у обитателей северной зоны. В последние годы в связи с новыми методическими возможностями молекулярной и клеточной биологии именно с этим научным подходом связан качественный прорыв, о чем свидетельствовали доклады, представленные сотрудниками обоих институтов (**Т. И. Трунова**, ИФР, «Низкотемпературный стресс растений»; **В. П. Холодова**, ИФР, «Водный статус растений при стрессе»; **Н. В. Кипайкина** и др., ИФР, «Низкотемпературная устойчивость трансгенных растений табака»; **К. Н. Божко** и др., ИФР, «Аквапорины и водная проницаемость мембран при стрессе»; **Л. П. Хохлова** и др., ИББ, «Роль цитоскелета в водном обмене и морфогенезе растений разных генотипов озимой пшеницы»; **Г. А. Великанов** и др., ИББ, «Внутриклеточная вода и цитоскелет»; **Ф. В. Минибаева**, ИББ, «Активные формы кислорода при обезвоживании и раневом стрессе растительных клеток» и др.).

Еще один важный аспект, объединяющий большую группу докладов, — теоретические и прикладные основы природопользования и растениеводства в северном регионе. Северные земли относятся к зоне рискованного земледелия или вообще непригодные для этого. Научные разработки путей сокращения доли этих земель, повышения продуктивности или устойчивости вегетирующих на них растений тесно связаны с экономическими и экологическими проблемами этих регионов и занятостью их населения. Судя по числу докладов, это по-прежнему актуальная тема научных исследований, проводимых в учреждениях РАН и университетах, расположенных в северной части страны. Среди докладов этой тематики вызвали общий интерес работы по продуктивности северных растений (**А. А. Кособрюхова** «Фотосинтетические и продукционные характеристики при периодическом изменении параметров внешней среды», **В. В. Коломейченко** «Проблемы изучения продукционного процесса растений в условиях Севера», **Э. Л. Кайбияйнена** «Соотношение максимального фотосинтеза листа ивы и продуктивности целого растения»). Сделанное заключение об отсутствии корреляции между фотосинтетическим потенциалом растений и их продуктивностью в северной зоне свидетельствует в пользу разнообразия путей адаптации к условиям Севера.

Ряд докладов был посвящен особенностям роста и развития древесных растений в условиях Севера (**Л. Л. Новицкая, Ю. В. Гамалей**). Проведенные исследования показали, что анатомические и морфологические отклонения в развитии древесных растений вызваны подавлением транспорта по проводящим тканям, степень которого находится в соответствии с уровнем экстремальности климатических факторов. Этим объясняется редукция роста и усиление аномальности развития древесных форм по направлению к высоким широтам. В нескольких выступлениях были отражены впечатляющие успехи в исследованиях роста, развития, возможностей культивирования традиционного для карельских ученых объекта — карельской березы (**Л. В. Ветчинникова, Л. Л. Новицкая**).

Большой интерес и живое обсуждение вызвали оригинальные сообщения и стендовые материалы молодых физиологов Петрозаводска, Нижнего Новгорода, Казани, Сыктывкара, Кировска, Красноярска, посвященные региональным особенностям обитания растений в условиях Севера (**Г. П. Акимова** и др., **Ю. С. Григорьев** и др., **С. В. Загирова, Н. Н. Николаева, С. А. Мысягин** и др.). В программу конференции было включено несколько пленарных лекций общеобразовательного характера. Яркое впечатление оставили лекции **Т. Б. Батыгиной** «Концепция стволовых клеток у растений», **А. Г. Молчанова** «Соотношение эмиссии CO_2 с поверхности почвы и нефотосинтезирующих органов растений», **С. С. Медведева** «Полярный транспорт ИУК как основа организации процессов роста и морфогенеза растений», **М. Ф. Шишовой** «Роль ионов Са и Н-ФТФазы плазмалеммы в определении чувствительности клеток к ауксину», **Э. А. Гончаровой** и др. «К проблеме освоения ценных растений из генбанка России: современная методология и перспективы».

Завершающая конференцию дискуссия состоялась в форме круглого стола, включившего доклад директора Института водных проблем Севера КарНЦ РАН

Н. Н. Филатова («Изменения и изменчивость климата европейского Севера России») и обсуждение участниками конференции роли и направлений физиологических исследований в условиях более четкого осознания учеными проблемы изменчивости климата и экологии на планете. Выступившие ведущие ученые формулировали видение этой проблемы, уже сложившиеся направления разработки и возможности усиления исследований, а также необходимые для этого преобразования в их организации. Как заключительный акт собрание приняло решение о подготовке программы междисциплинарного комплекса исследований с целью объединения научных подходов геологов, географов, климатологов, ботаников, физиологов, участвующих в контроле за состоянием среды обитания. Для объединения усилий специалистов разных профилей в качестве одного из возможных научных полигонов предложен достаточно хорошо предварительно изученный Северо-Западный регион России (бассейн Ладожского и Онежского озер). Такой же тематике будет посвящена и очередная конференция молодых ученых, объединенных Русским ботаническим обществом и Обществом физиологов растений России. Предлагается провести ее в форме водного маршрута по Ладоге и Онеге с несколькими точками стационарных заседаний на материале конкретных объектов мониторинга.

В заключительном слове президент Общества физиологов растений России **В. В. Кузнецов** отметил рост роли физиологии растений в качестве дисциплины, способной в комплексе с другими научными подходами решать фундаментальные и прикладные проблемы биологии и экологии растений. После закрытия конференции многие ее участники продолжили оживленную научную дискуссию во время 2-дневных экскурсий по природным ландшафтам Карелии.

Конференция прошла при финансовой поддержке Отделения биологических наук РАН, Российского фонда фундаментальных исследований и федеральной программы «Интеграция».

Авторы считают приятным долгом поблагодарить организаторов конференции (**Е. Ф. Марковскую, С. Н. Дроздова, В. К. Курца** и других карельских коллег) за деловую обстановку и теплую сердечную атмосферу, в которой проходила встреча физиологов растений России.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 3)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Cucurbitaceae Juss. subfam. *Cucurbitoideae* Endl. **tribe Herpetospermeae** (C. Jeffrey) C. Jeffrey **trib. nov.** 333

Cucurbitaceae Juss. subfam. *Cucurbitoideae* Endl. **tribe Luffeae** (C. Jeffrey) C. Jeffrey **trib. nov.** 333

Puncticulata bodanica (Grun.) algaea Håkansson **var. affinis** (Grun.) Kharitonov **comb. nov.** 346

Puncticulata bodanica (Grun.) Håkansson **var. jacutica** (Kom.) Kharitonov **comb. nov.** 346

Puncticulata radiosa (Lemm.) Håkansson **var. spectabilis** (A. Cl.) Kharitonov **comb. nov.** 346

Cousinia amicorum Tschern., Joharchi et Ghahremani-nejad **sp. nov.** 411

Oxytropis kungurensis Knjasev **subsp. demidovii** (Knjasev) Knjasev **comb. nov.** 415

Oxytropis baschkiriensis Knjasev **var. skvortsovii** (Knjasev) Knjasev **comb. nov.** 416

Oxytropis uralensis (L.) DC. **ser. Strobilacei** Knjasev **ser. nov.** 418

Oxytropis wologdensis Knjasev **sp. nov.** 419

Oxytropis wologdensis Knjasev **var. subverticillata** Knjasev **var. nov.** 420

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 3)

Page

Tzvelev N. N. On the concept of phytonism and its importance for plant morphology 297

Shneyer V. S. A brief outline of methods for receiving, handling and treating DNA sequence data in plant systematics. II. Methods for constructing trees and estimation of their assurance; choosing DNA sequences for analysis 304

Jeffrey C. A new system of *Cucurbitaceae* 332

COMMUNICATIONS

Kharitonov V. G. Members of the *Centrales* (*Bacillariophyta*) in waterbodies of Beringia 336

Strelnikova N. I., Fourtanier E., Kociolek J. P. New data on the morphology of *Aulacodiscus kellerii* (*Bacillariophyta*) 351

Mironova N. V. The genus *Rosa* species (*Rosaceae*) of Rostov Region 353

Tchubar E. A. Results of the flora inventory on islands of the Far East State Marine Reserve 360

Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Kondo K. Biological and morphological features of *Cremastra variabilis* (*Orchidaceae*) 378

Badritdinov R. A. Reproductive strategy of *Festuca arundinacea* (*Poaceae*) 386

Lebedeva V. Kh., Tikhodeyeva M. Yu., Ipatov V. S. The influence of tree layer on plant soil cover species in bilberry-moss spruce forest 400

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Tscherneva O. V., Joharchi M., Ghahremani-nejad F. A new species of the genus *Cousinia* (*Asteraceae*) from Iran 411

Knjasev M. S. Systematic and chorological notes on the species of *Oxytropis* (*Fabaceae*) in the Urals. V. Section *Orobia* 415

Peschkova G. A. Synopsis of the Siberian *Ephedra* species (*Ephedraceae*) 423

FLORISTIC RECORDS

Pimenova Ye. A. Floristic records in the Sikhote-Alin Biosphere Reserve 437

Starchenko V. M., Darman G. F. Floristic records in the Amur River basin 445

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Rogova T. V., Saveliev A. A., Mukharamova S. S. Probabilistic model of formation of the floristic composition of plant communities 450

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Konstantinov M. D. In memoriam of Ivan Vasilievich Larin 461

OBITUARIES

Djinoridze E. N., Strelnikova N. I. Rimma Nikolaevna Djinoridze (1936—2003): in memoriam 463

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Kalinichenko I. M., Majorov S. R., Martynov A. S., Novikov V. S., Shcherbakov A. V. Bibliographic database on the flora of Middle Russia in the Internet 469

Freitag G., Wucherer W. *Gintzburger G., Toderich K. N., Mardonov B. K., Mahmudov M. M.* Rangelands of the arid and semi-arid zones in Uzbekistan. Montpellier, 2003. 432 p. 471

CHRONICLES

Gamaley Yu. V., Maslova T. G., Bykov O. D. The scientific conference «Problems of physiology of the North plants» (Petrozavodsk, 15—18 June 2004) 474

Index of new plant names 478

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 3)

Стр.

Цвелёв Н. Н. О концепции фитонизма и ее значении для морфологии растений 297
Шнеер В. С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. II. Методы построения филогенетических деревьев и оценки их достоверности; о выборе таксонов и последовательностей ДНК для анализа 304
Джеффри Ч. Новая система семейства *Cucurbitaceae* 332

СООБЩЕНИЯ

Харитонов В. Г. Представители *Centrales* (*Bacillariophyta*) в водоемах Берингии 336
Стрельникова Н. И., Фортанье Е., Коциолек Д. П. Новые данные по морфологии *Aulacodiscus kellerii* (*Bacillariophyta*) 351
Миронова Н. В. Виды рода *Rosa* (*Rosaceae*) Ростовской области 353
Чубарь Е. А. Итоги инвентаризации флоры островов Дальневосточного государственного морского заповедника 360
Татаренко И. В., Варлыгина Т. И., Кондо К. Биоморфологические особенности *Cremastra variabilis* (*Orchidaceae*) 378
Бадритдинов Р. А. Репродуктивная стратегия *Festuca arundinacea* (*Poaceae*) 386
Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном 400

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Чернева О. В., Мохамадреза Иохархи, Фарух Гахремани-нейад. Новый вид рода *Cousinia* (*Asteraceae*) из Ирана 411
Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. V. Секция *Orobia* 415
Пешкова Г. А. Конспект видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*) флоры Сибири 423

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Пименова Е. А. Флористические находки в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике 437
Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в Амурской области . . 445

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рогова Т. В., Савельев А. А., Мухарамова С. С. Вероятностная модель формирования флористического состава растительных сообществ 450

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Константинов М. Д. Памяти Ивана Васильевича Ларина 461

ПОТЕРИ НАУКИ

Джиноридзе Е. Н., Стрельникова Н. И. Памяти Риммы Николаевны Джиноридзе (1936—2003) 463

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Калиниченко И. М., Майоров С. Р., Мартынов А. С., Новиков В. С., Щербаков А. В. Библиографическая база данных по флоре Средней России в Интернете 469

«Наука»

Индекс
70056

Фрайтаг Г., Вухерер В. *Г. Гинтцбургер, К. Н. Тодерих, Б. К. Мардонов, М. М. Махмудов.* 2003. Пастбища аридной и семиаридной зон Узбекистана. ICARDA (Международный центр по изучению сельскохозяйственных земель в засушливых областях). Монпелье (www.cirad.fr) 432 стр., 550 илл. (цвет.), рис., табл. и карты, 160 × 240 мм, мягкая обложка, ISBN 2-87614-555-3 и 92-9127-137-8, цена 70 Евро (для интересующихся из региона Центральной Азии цена 40 Евро) 471

ХРОНИКА

Гамалей Ю. В., Маслова Т. Г., Быков О. Д. Международная научная конференция «Проблемы физиологии растений Севера» (Петрозаводск, Карелия, 2004) . . . 474

Указатель новых названий растений 478

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 3. 297—480.

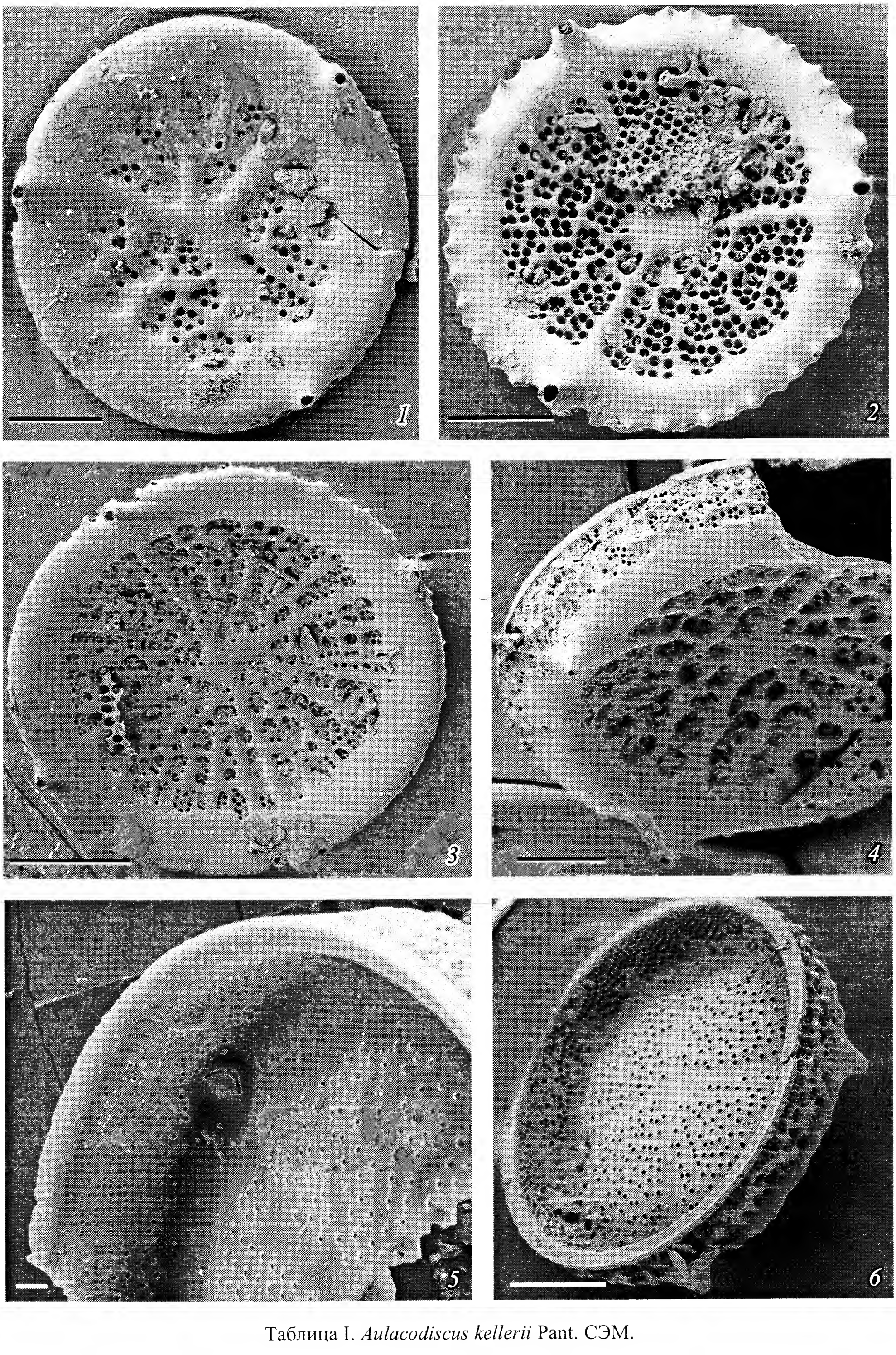


Таблица I. *Aulacodiscus kellerii* Pant. СЭМ.

1—4 — наружная поверхность, общий вид створок: широкий гиалиновый край, с наружными отверстиями двугубых выростов, утолщенные гиалиновые полосы и участки с рядами ареол: *5*, *6* — внутренняя поверхность, радиальные ряды фораменов; *4*, *6* — загиб; *5* — внутреннее отверстие двугубого выроста. *1—4* — с. Кантемировка, тишкинская свита, средний эоцен. *5*, *6* — Украина, с. Староверовка, киевская свита, средний эоцен (колл. Ольштынской А. П.). Масштабные линейки: *1*, *2*, *4*, *6* — 20 мкм, *3* — 50 мкм, *5* — 3 мкм.

К с. 352р

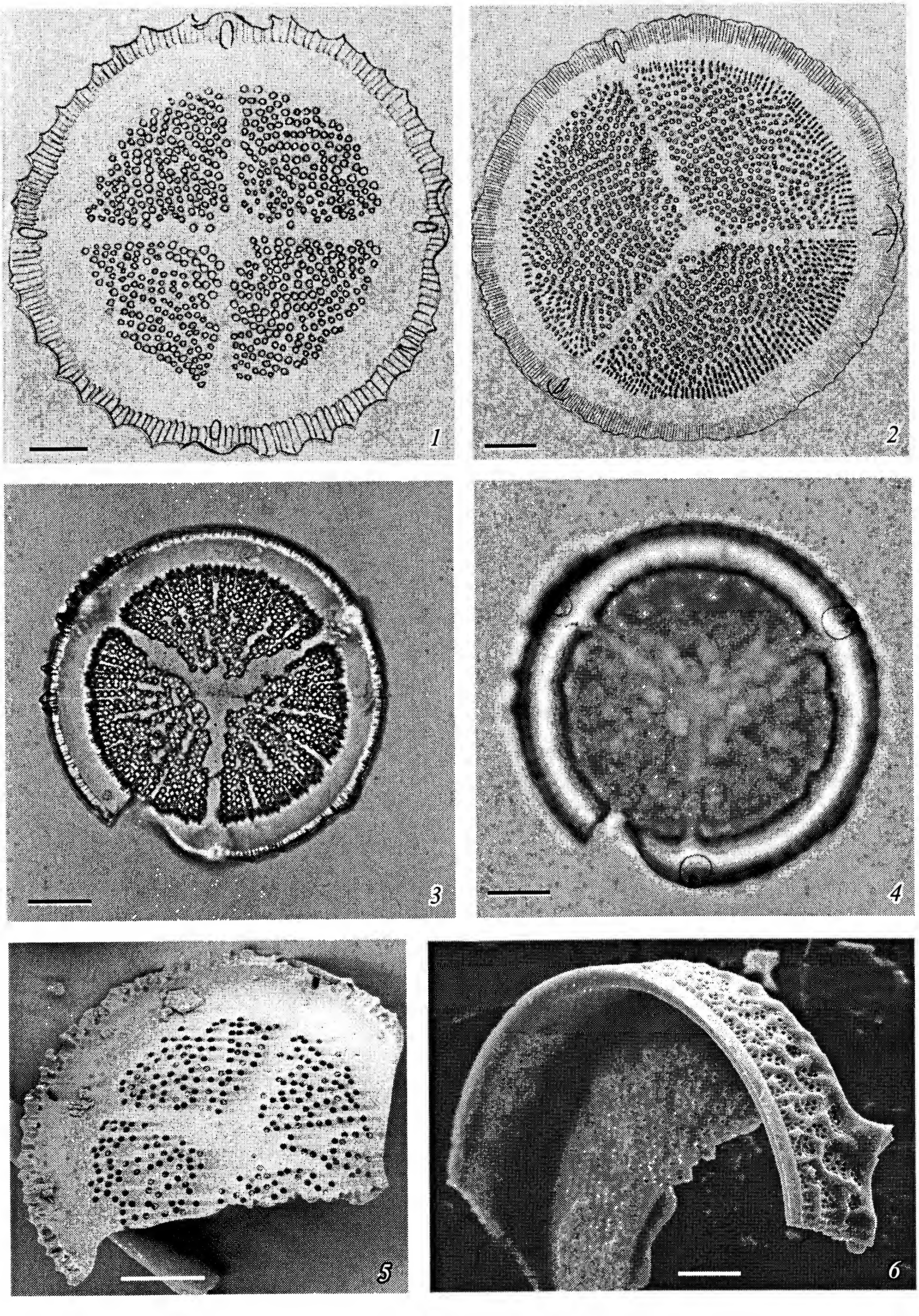


Таблица II. *Aulacodiscus kellerii* Pant. (*1—4* — СМ, *5*, *6* — СЭМ).

1, *2* — Pantoscek (1903, Taf. 5, fig. 77, 79, Kusnetzk); *3*, *4* — Kusnetzk, CASCollection 660035; *5* — внутренняя поверхность, загиб обломан, *6* — загиб и наружное отверстие двугубого выроста. *5* — с. Кантемировка, тишкинская свита, средний эоцен. *6* — Украина, с. Староверовка, киевская свита, средний эоцен (колл. Ольштынской А. П.). Масштабные линейки: *1—4*, *6* — 10 мкм, *5* — 20 мкм.